ZUR FEINSTRUKTUR DER TRICHOBOTHRIEN DER HAUSWINKELSPINNE TEGENARIA DERHAMI (SCOPOLI) 1763, (AGELENIDAE, ARANEAE)

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der Doktorwürde
des Fachbereiches Biologie (23)
der
Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Uwe H. Christian
aus Rostock
1973

ZUR FEINSTRUKTUR DER TRICHOBOTHRIEN DER HAUSWINKELSPINNE TEGENARIA DERHAMI (SCOPOLI) 1763, (AGELENIDAE, ARANEAE)

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der Doktorwürde
des Fachbereiches Biologie (23)
der
Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Uwe H. Christian
aus Rostock
1973

Termine der mündlichen Prüfungen:

31.3.1973	Zoologie	Prof.Dr. G.Kümmel
22.3.1973	Zoologie	Prof.Dr.E.Wachmann
10.4.1973	Genetik	Prof.Dr. H.Lüers

Druck: Der Präsident der Freien Universität Berlin — Zentrale Universitätsdruckerei V aA 4, 1 Berlin 41

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41552710_0037

Inhaltsverzeichnis

		Seite
1	Einleitung	1
2	Material und Methode	4
21	Auswahl, Fang und Haltung der Tiere	4
22	Elektronenmikroskopische Untersuchungen	5
221	Präparieren	
222	Fixieren	
223	Entwässern	
224	Einbetten	
225	Schneiden	
226	Färbung und Kontrastierung	
23	Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen	8
24	Allgemeine Präparationen	9
25	Richtungsdefinitionen	10
26	Tabelle der Abkürzungen (diese befindet sich im Bildteil)	
3	Ergebnisse	11
311	Verteilung und Anordnung der Trichobothrien auf einer adulten Spinne	11
312	Verteilung und Anordnung auf einer Jungspinne	13
4312	Diskussion darüber	13
32	Bau eines tarsalen, bzw. metatarsalen Trichob. einer Jung-, bzw. Adultspinne	14
321	Cuticulare Strukturen	17
3211	Die Cuticula in Nachbarschaft eines Trichob.	17
43211	Diskussion darüber	18
3212	Die Cuticula eines Trichobothriums	20
32121	Der Becher	20
32122	Der Zylinder	21
32123	Die Membran	22
432123	Diskussion darüber	22
32124	Der Haarschaft	23
32125	Das Verbindungsstück	24
32126	Der Helm	25
432124-6	Diskussion über die Kap. 32124-6 (Haarschaft, Verbindungsstück und Helm)	27
322	Der Receptorlymphraum	31
4322	Diskussion darüber	32
323	Am Aufbau eines Trichobothriums beteiligte Zellen	33
3231	Sinneszellen	33
32311	proximaler Abschnitt	33
43231	Diskussion (Sinneszellen allgemein)	37

32312 Das "Außenglied" 39
32313 " im RLR 39
32314 " direkt unterhalb des Helmes 41
32315 " im Helm 43
32316 Anastomosen 43
432312 Diskussion Sinneszellen ciliärer Abschnitt allgemein 44
432313 Diskussion speziell 48
432314-5 " (Tubularkörper) 50

3232 Epidermis-und Hüllzellen allgemein 55

32321 Epidermiszellen speziell 55
32322 " " 55
32323 Hüllzellen speziell 56
32324 Drüsenzelle 59

43232 Diskussion über das Kap. 3232 (Epidermiszellen, ihre Bildung und Zusammenhang mit RLR 60

33 Trichobothrien auf den Laufbeintibien

331 Trichobothrien der vorderen Reihe 64
332 " der vorne-dorsalenReihe 64

34 Trichobothrien auf den Pedi alpen 65

341 Trichobothrien der vorderen Reihe 65
342 " der hinteren Seite 66

4 Abschluß-Diskussion: Vergleich der verschiedenen Trichobothrientypen in Struktur und Funktion 67

5 Zusammenfassung 72

6 Literaturverzeichnis

Abbildungen Teil 2

1 Einleitung

Bei den Trichterspinnen der Gattung Tegenaria fällt die überaus starke Behaarung des Körpers und der Extremitäten auf, wobei es sich ausschließlich um Sinneshaare handelt (SCHAXEL, 1920). Auf den Extremitäten existieren neben wenigen großen und dicken, schon mit bloßem Auge erkennbaren Haaren, die von der Spinne mit Hilfe von Turgoränderungen der Körperflüssigkeit sogar bewegt werden können, eine große Anzahl anderer Haare. Diese lassen sich in zwei Gruppen untergliedern, in solche, die relativ starr sind und erst bei relativ starken Luftströmungen, die über das Tier streichen, ablenkbar sind und in solche, die selbst noch bei den "schwächsten" Luftströmungen in Schwingungen zu versetzen sind. Diese Haare kommen nur an ganz bestimmten Stellen auf den Extremitäten vor (Abb. 2a).

Von den Haaren der ersten Gruppe lassen sich aufgrund ihres Aussehens mehrere Typen unterscheiden: 1. lange, schlanke Haare, die schräg in der Beinoberfläche inserieren. Ihr Schaft ist etwas gebogen und fein gefiedert. An der Basis sind sie von einem cuticularen Wall umgeben. Über ihre Funktion ist nichts bekannt. Bei Tegenaria bilden sie die Hauptbehaarung; 2. sehr dünne und weniger lange Haare, die sich erst durch Berühren ablenken lassen. Diese Haare kommen nicht auf allen Extremitäten vor; 3. lange, aber nahezu flach auf der Oberfläche liegende Haare, die mit sehr auffälligen Fiedern versehen sind. Bei Tegenaria finden sich diese Haare vor allem auch auf dem Körper in dichter Anordnung. Sie dienen möglicherweise zusätzlich zur Cuticula als Verdunstungsschutz und/oder als Schutz vor Benetzung; 4. an den Tarsen treten neben den zu Krallen umgestalteten Haaren andere, deren sehr kurze Fiedern zur Tarsusspitze weisen und zum Halten des Spinnenfadens benutzt werden (NIELSEN, 1930; FOELIX, 1970).

Neben diesen wegen ihrer Häufigkeit oder Andersartigkeit auffallenden Haaren, gibt es noch weitere, die ebenfalls zur ersten Gruppe gerechnet werden. Wahrscheinlich lassen sich aber aufgrund möglicher Funktionsunterschiede noch weitere Haartypen feststellen.

Als 2. Gruppe treten Haare in Erscheinung, die außerordentlich dünn und lang sein können und im Gegensatz zu allen anderen Haartypen bereits durch sehr schwache Luftströmungen in Schwingungen zu versetzen sind. Es sind die Becherhaare oder Trichobothrien (DAHL, 1883, 1885).

Becherhaare kommen nicht nur bei den Webespinnen vor, sondern auch bei anderen Spinnentierordnungen. Sie stehen in charakteristischer Anordnung, und sie lassen sich daher zu taxonomischen Zwecken verwenden (DAHL, 1911).

Bei den einzelnen Spinnentieren befinden sich die Trichobothrien nur an den Stellen des Körpers oder der Extremitäten, die nicht mit dem Untergrund oder bei der Bewegung mit anderen Extremitäten oder Körperteilen in Berührung kommen.

Bei den verschiedenen Spinnentierordnungen ist die Lage der Trichobothrien verschieden.

So befinden sich die Becherhaare bei den Skorpionen nur auf den Pedipalpen, und zwar auf den drei Gliedern Femur, Tibia und Metatarsus (Hand), der bewegliche Finger (Tarsus) trägt keine Trichobothrien (HOFFMANN, 1967). Es sind ziemlich lange Haare, die in je einem tief in die Cuticula eingesenkten Trichter stehen (DAHL, 1920; GOSSEL, 1936; HOFFMANN, 1965, 1967) (Abb. 5b).

Bei den Pseudoskorpionen kommen die Trichobothrien ebenfalls nur auf den Pedipalpen vor, und zwar sind sie hier auf die Scheren beschränkt. Die Haare sind sehr lang und besitzen einheitliche Größe. Sie sind in ihrem äußeren Bau den Trichobothrien der Skorpione ähnlich.

Die Geißelspinnen (Amblypygi) tragen Trichobothrien nur auf den drei Laufbeinpaaren. Hier sind sie in ihrer Länge abgestuft und in charakteristischer Weise angeordnet (WEYGOLDT, 1970).

Von den Milben besitzen nur die zu den Sarcoptiformes gehörenden Hornmilben (Oribatei) Becherhaare, und zwar stehen an der Dorsalseite des Propodosomas 1 Paar Trichobothrien (PAULY, 1956; TARMAN, 1959, 1961). Das Aussehen dieser Haare ist bei den verschiedenen Gattungen und Arten recht unterschiedlich, weshalb ihnen frühere Untersucher auch verschiedene Namen gaben.

Becherhaare sind bei folgenden Spinnentierordnungen m.W. noch nicht beschrieben worden: Xiphosura, Palpigradi, Ricinulei, sie fehlen eindeutig den Solifugae, Opiliones (und Pantopoda).

Trichobothrien kommen außer bei den Spinnentieren bei einigen Tausendfüßlern und Insekten vor. Auch hier sind sie als Haare beschrieben worden, die bereits durch schwache Luftströmungen in Schwingungen versetzt werden können.

Bei Tausendfüßlern stehen sie auf den Haupttergiten: Pauropoda (VERHOEFF, 1934), bei den Symphylen an der Basis der Spinnengriffel (VERHOEFF, 1934; HAUPT, 1970).

Bei Insekten sind sie gleichfalls an verschiedenen Körperregionen zu finden, aber auch hier gilt das gleiche Prinzip wie bei den Spinnentieren, sie stehen nur an exponierten Orten des Körpers und nur dort, wo sie nicht in Kontakt kommen können mit anderen Körperstellen oder mit dem Untergrunde.

Trichobothrien sind bei Neuropteren (LUNDBLAD, 1925) und Aphaniptera (LUNDBLAD, 1927; RICHTER und WACHMANN, pers. Mitteilung), bei Hemiptera (TULLGREN, 1919; DRASLAR, pers. Mitteilung), bei den Blattaria an den Cerci (SIHLER, 1924; NICKLAUS, 1965, 1967; NICKLAUS, LUNDQUIST und WERSÄLL, 1967, 1968) und schließlich bei den Gryllidae ebenfalls an den Cerci (SIHLER, 1924; GNATZY und SCHMIDT, 1971) gefunden worden.

2 Material und Methode

21 Auswahl, Fang und Haltung der Tiere

Untersucht wurden Spinnen der Art Tegenaria derhami (SCOPOLI), 1763 (Agelenidae, Araneae). Bestimmt wurden die Tiere nach STRESEMANN (1967) und DAHL (1931).

Tegenaria hat gegenüber anderen Spinnen den Vorteil, daß sie das ganze Jahr über zu fangen ist. Sie kommt hauptsächlich in feuchten und kühlen Kellern vor, außerdem in Ställen und in Scheunen. In ihrer Lebensweise ist sie "genügsam" und weitgehend anpassungsfähig, deshalb ist sie auch im Labor ohne Schwierigkeiten haltbar.

Die Tiere werden in größeren Plastikdosen gehalten, in die eine Lage Zellstoff getan wird. Nach kurzer Zeit haben sich die Tiere ein kleines Netz mit Aufenthaltstrichter gebaut. In dieser Behausung können sie mehrere Jahre leben. Gefüttert wird mit Stubenfliegen oder mit Drosophila. Bei niedrigen Luftfeuchtigkeiten müssen die Netze der Spinnen von Zeit zu Zeit etwas angefeuchtet werden.

Diese Unterbringungsart ermöglicht eine gute Beobachtung unter dem Binokular, ohne die Spinnen zu stören; dieses ist besonders wichtig, wenn eine bevorstehende Häutung festgestellt werden soll.

Ohne Schwierigkeiten gelingt es, Tegenaria wenigstens einmal nachzuziehen. Kokons enthalten 30-50 Eier. 8-10 Tage nach der Ablage der Kokons schlüpfen in diesen die Jungspinnen. In dem sogenannten Postembryonalstadium (ECKERT, 1967) besitzen die Jungspinnen noch keine Behaarung, demnach auch noch keine Trichobothrien. Im Kokon machen sie die 1. Häutung durch und verlassen sofort danach den Kokon, in diesem 1. Larvenstadium (ECKERT, 1967) zehren die Tiere noch vom Dottervorrat. Sie sind jetzt behaart und besitzen an allen Laufbeinen 4-5 Trichobothrien; an den Pedipalpen ist die Zahl schwer festzustellen, da diese an den Exuvien stark schrumpfen. Um die Tiere selbst zu schonen, wurden diese Untersuchungen an den Exuvien gemacht.

Nach der 2. Häutung beginnen die Spinnen, selbständig Nahrung zu suchen. Sie müssen voneinander getrennt werden, weil Kannibalismus

besteht. Die Haltung und Aufzucht gelingt in kleinen Plastikdosen, als Nahrung dienen vorzugsweise stummelflügelige Drosophila.

Weil zunächst die Untersuchung von adulten Tieren schwierig war, beschränkte ich mich auf Jungspinnen des 2.-4. Larvenstadiums (ECKERT, 1967). Auf diese Weise war es möglich, eine ganze Anzahl von Spinnen derselben Art durch Bestimmung des Muttertieres zu erhalten. Das Arbeiten mit Jungspinnen hat unter anderem den Vorteil, daß die Tiere sich häufiger häuten und frischgehäutete Tiere sich besser schneiden lassen. Außerdem kann man die Trichobothrien von den übrigen Haaren leichter unterscheiden. Später gelang es auch, adulte Tiere zu schneiden. Das Zwischenhäutungsstadium der Spinnen wurde nicht bestimmt.

An den Jungspinnen sind nur die Trichobothrien der Tarsen und Metatarsen bearbeitet worden. An den Adultspinnen dann auch die übrigen Trichobothrien auf den anderen Extremitätengliedern.

22 Elektronenmikroskopie - Arbeitsgang

221 Präparieren

Den in eisgekühltem Puffer eingetauchten Tieren wurden mit Hilfe einer Iridectomie-Schere die Metatarsen und Tarsen amputiert und die rechten und linken Extremitätenabschnitte getrennt weiterbehandelt.

Die Präparation muß im Puffer erfolgen, da sonst Luft in die Extremitäten gerät.

Wegen der Kleinheit der Objekte erwies es sich als nützlich, für den Einbettungsgang kleine Glasröhrchen mit Planktongaze-Böden zu benutzen, deren Maschenweite gering genug ist, daß die Objekte nicht hindurchfallen. Die Gaze wird mit Uhu-Plus bei höheren Temperaturen angeklebt.

Mit Hilfe der Röhrchen wird erreicht, daß der Kontakt mit den gesundheitsschädlichen Gasen der Osmiumsäure, bzw. anderer Substanzen, auf ein Minimum beschränkt wird; es ist weiterhin leichter möglich, die verschiedenen Substanzen sparsamer zu verwenden; die Objekte müssen nicht jedesmal neu gefischt werden und die

Gefahr wird vermindert, daß die langen Haare der Trichobothrien abbrechen, zumal sie mit dem Fortgang der Behandlung spröde werden.

Die Zusammensetzung des Puffers war für die Fixierung mit Glutaraldehyd und Osmiumsäure dieselbe. Es handelt sich um eine nach MILLONIG (1962) modifizierte Methode. Der Phosphatpuffer besteht aus sauren und mehr basischen Natriumphosphaten: NaH_2PO_4; Na_2HPO_4. Durch Änderung des Mischungsverhältnisses wurde auf einen pH von 7,2-7,45 eingestellt. (Andere pH-Werte 6,8-7.1 und 7,5-7,8 führten zu schlechten Fixierungen).

Die Osmolarität der Fixierflüssigkeit wurde nicht bestimmt.

222 Fixieren

a) in gepufferter 2,5% Glutaraldehydlösung (2-4 h) mit anschließender Nachfixierung in gepufferter 1% OsO_4-Lösung (2h) bei ca. 4°C.

b) in gepufferter 2% OsO_4-Lösung (2-3,5 h) bei 4 °C. Die mit Glutaraldehyd vorfixierten Objekte zeigten weniger gute Erhaltungszustände als mit OsO_4-Lösung allein fixierte.

223 Entwässern

Die Entwässerung erfolgte in eisgekühlten (ca. 4 °C, Dauer: 2x 7-15 min) Stufen von unvergälltem Äthanol: (30%, 50%, 70%, 96%, absol. Alk.).

Beim Arbeiten in wässeriger Phase ist streng darauf geachtet worden, daß die Temperatur der jeweiligen Flüssigkeit 4 °C nicht unter- noch überschreitet. Bei dieser Temperatur besitzt Wasser seine größte Dichte, d.h. es dehnt sich sowohl bei Abkühlung als auch bei Erwärmung aus, so daß es im Gewebe bei Temperaturschwankungen leicht zu Zerreißungen kommen kann.

Andererseits aber wird die "postmortale" Cytolyse bei niedrigen Temperaturen verlangsamt, gleichzeitig aber die Diffusionsgeschwindigkeit der Fixierungsflüssigkeit nicht wesentlich herabgesetzt (TRUMP et.al., 1962, zit. bei REIMER, 1967).

Allerdings ist die Frage zu klären, ob es nicht dennoch besser ist, den Arbeitsgang bei den konstanten Zimmertemperaturen durchzuführen, zumal gerade bei den von der älteren Spinne autotomierten Extremitäten eine lange Lebensdauer (dies gilt wenigstens für die Nerven und Muskeln) vorliegt und die Gefahr eines "postmortalen"

Zerfalls nur sehr gering ist, vor allem dann, wenn die Präparation schnell erfolgt.

224 Einbettung

Als Einbettungsmedium wurde das von GLAUERT und GLAUERT (1958) eingeführte Araldit M (ein Dreikomponenten-Kunstharz) verwendet: Epoxydharz, Härter 964 und Beschleuniger 964. Araldit ist sowohl in Aceton löslich als auch in Epoxypropan (Propylenoxyd).

Araldit erwies sich zur Einbettung von Spinnencuticulae als hervorragend geeignetes Mittel, es zeigte sich, daß sich die Cuticula gut schneiden ließ.

Araldit besitzt von allen gängigen Einbettungsmitteln die kleinste Gitterkonstante von nur 7 Å (BALYUZI and BURGE, 1970), eine Eigenschaft allerdings, die für morphologische Untersuchungen dieser Art nicht zum Tragen kommt.

Für die Einbettung wurden sowohl Gelatinekapseln als auch Flacheinbettungswannen benutzt.

Die Flacheinbettung hat gegenüber der Einbettung in Gelatinekapseln Vorteile: die Objekte lassen sich von vornherein besser orientieren, sie lassen sich im Kunstharz leichter beobachten (weil die Verzerrungen durch Lichtbrechung gering sind). Dieses ist besonders interessant beim Heranschneiden an das Objekt.

Die zur Einbettung benutzten Wannen lassen sich mit Hilfe von Zweikomponenten-Silikonkautschuk, dessen Oberfläche im polymerisierten Zustand spiegelglatt ist, selbst herstellen. Die Wannen entstehen durch ebenso große, mit Tesafilm beklebte Körper, die vor dem Festwerden in die Oberfläche des Kautschuks gedrückt werden.

225 Schneiden

Geschnitten wurden die Objekte am LKB Ultrotonne III®, mit Hilfe von Glasmessern. Da die Kunststoffblöckchen unterschiedlich hart waren, wurde sog. "Methodisches Schneiden" notwendig. Es war wichtig, möglichst Schnittbänder zu erreichen, um serienmäßige Schnittfolgen zu erhalten, ohne die es kaum möglich ist, eine einwandfreie Vorstellung von dem untersuchten Organ zu erlangen.

Die Schnitte, für die meist eine Dicke von 400-700 Å am Gerät angezeigt wurde, wurden nach der "Aufspringmethode" aufgefangen.

Diese Methode ist nicht gut. Große Schnitte verfalten und zerreißen meist, außerdem gelangen sie unkontrolliert auf das Netz. Es sind daher andere Methoden gefunden worden. GALEY und NILSSON (1966) zeigten ein Verfahren des faltenfreien, kontrollierten Auffangens der Schnitte, das besonders für Schnittserien geeignet ist.

Um den Verlauf der langgestreckten Zellen oder deren Ausläufer zu verfolgen, wurden abwechselnd von demselben Blöckchen Ultradünnschnitte als auch Dickschnitte gemacht.

226 Färbung und Kontrastierung

Die Dickschnitte wurden mit Deckglasstreifen aufgefischt und nach verschiedenen Methoden gefärbt: 1. nach GIEMSA, 2. mit Toluidinblau (ADAM und CZIHAK, 1962), und 3. mit MALLORYs AZUR II Lösung nach RICHARDSON, JARRET und FINKE (1960), die für Araldit-Schnitte geeignet ist.

Die Ultradünnschnitte wurden mit Uranylacetat (WATSON, 1958, zit. bei REIMER, 1967), das auch als gesättigte Lösung in 50 %igem Äthanol (GIBBONS and GRIMSTONE, 1960, zit. bei REIMER, 1967) angesetzt wurde, 1 h im dunklen Raum vor- und mit Bleicitrat (REYNOLDS, 1963) ca. 30 min in möglichst CO_2-freier Atmosphäre nachkontrastiert und in abgekochtem (CO_2-freiem) Aqua bidest. gespült.

Die elektronenmikroskopische Untersuchung erfolgte am EM 9 A von Zeiss.

23 Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen

Für die rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen wurden Extremitäten von Exuvien junger und alter Spinnen genommen. Zur besseren Übersichtlichkeit wurden die übrigen Haare entfernt. Die Exuvien wurden sowohl von der Außen- als auch von der Innenseite (ehemalige Epidermisseite) betrachtet. Weiterhin wurden die isolierten Haare von verschiedenen Trichobothrien[1)] untersucht.

(Die Untersuchung von 1-2 µm dicken Paraffin-Schnitten, die, vom Paraffin befreit, im Rasterelektronenmikroskop angeschaut wurden, führte zu keinem positiven Ergebnis.

1) Herrn Prof. Görner danke ich für die Bereitstellung von isolierten Haaren von Trichobothrien.

Ebenso gelang es nicht, Spinnenbeine von lebendigen Spinnen von der Epidermis-Seite aus zu untersuchen. Fixiert wurde in gepuffertem Glutaraldehyd und OsO_4-Lösung, in 70% Alkohol oder in 10% Formaldehyd; die Gewebe und die Cuticula schrumpften stark bei der Trocknung und Goldbedampfung. Möglicherweise gelingt diese Untersuchung, wenn auf eine Bedampfung verzichtet wird.)

Um die Objekte im Rasterelektronenmikroskop untersuchen zu können, werden sie auf Nietstifte mit Hilfe von Graphit- oder Silber-Leitlack (Leitkleber der Firma Schuchard, München) festgeklebt und danach im Vakuum einer Kegelbedampfung mit Gold ausgesetzt.

Die rasterelektronenmikroskopische Untersuchung erfolgte am Stereoscan Mark IIa Cambridge der Zentraleinrichtung für Elektronenmikroskopie an der Technischen Universität Berlin[1].

24 Allgemeine Präparation

Für die Untersuchung der Trichobothrien der Tibien und Pedipalpen von adulten Spinnen war es nötig, vorher (und zwar an der lebenden Spinne) sämtliche anderen Haare auf dem entsprechenden Extremitätenglied zu entfernen. Dazu wurden die Tiere entweder kurz in einer möglichst reinen CO_2- oder N_2-Atmosphäre (ADAM und CZIHAK, 1964) oder durch einen mehrminütigen Aufenthalt bei Temperaturen unter 0 °C betäubt oder bewegungsunfähig gemacht. Diese Methoden sind besser geeignet als die von PALMGREN (1936) vorgeschlagene Betäubungsweise mit Essigäther.

Die betäubte Spinne wird auf einem kleinen Tischchen, das auf einem "Revolverkopf" montiert ist und in alle Ebenen geklappt werden kann, mit Hilfe von Insektenminutienstiften, die kreuzweise über die Beine und Körper gesteckt werden, festgehalten.

(In dieser Stellung läßt sich die "aktive" Bewegung der dicken Haare auf den Extremitäten, die, wie bereits erwähnt, über Druckschwankungen der Körperflüssigkeit erfolgen, beobachten).

---

1) Das Gerät wurde von der "Stiftung Volkswagenwerk" dem Institut gespendet.

Eine Amputierung der Beine bei einer adulten Spinne erfolgt am besten durch eine Autotomierung durch die Spinne selbst. Dabei verliert die Spinne und auch das Bein nur sehr geringe Mengen ihrer Hämolymphe (BAUER, 1972). Pedipalpen werden nicht autotomiert.

Das Entfernen der Haare erfolgt am besten mit einer feinen, zusätzlich angespitzten Insektennadel des Typs "000".

Richtungsdefinition

Um in Zukunft eine Verwirrung durch die Einführung immer neuer Ausdrücke und Richtungsbezeichnungen zu vermeiden, werden für diese Arbeit Richtungsdefinitionen in Anlehnung an BARTH (1970) verwendet:

> "Alles, was mit seiner Fläche bei einer von oben betrachteten Spinne mit senkrecht zur Körperlängsachse orientierten Beinen zum Kopfpol hinweist, liegt vorne, was zum Analpol hinweist, hinten, dorsal weist zum Betrachter hin, ventral zum Substrat."

Diese, für äußere Strukturen wie Spaltsinnenorgane, Haare und dergleichen aufgestellten Richtungsdefinitionen werden in dieser Arbeit auch für strukturelle Bestandteile der Sensillen, z.B. für die Lage der Dendriten und ähnliches, angewendet.

3 Ergebnisse

311 Verteilung und Anordnung der Trichobothrien auf einer adulten Spinne

Die Trichobothrien kommen bei den Webespinnen nur auf den Extremitäten des Prosomas mit Ausnahme der Cheliceren vor. Die Anordnung auf den einzelnen Extremitätenabschnitten ist unterschiedlich.

Bei Tegenaria derhami befinden sich Trichobothrien an den Laufbeinen auf den Tibien, Metatarsen und Tarsen, an den Pedipalpen dagegen nur auf den Tibien; dieses gilt für beide Geschlechter.

Auf den Metatarsen und Tarsen der Laufbeine sind die Trichobothrien derart angeordnet, daß sie jeweils eine dorsale Reihe bilden. Die Länge der Haare nimmt auf beiden Beingliedern zum Extremitätenende hin kontinuierlich zu. Auf den Tarsen differiert die Länge der Haare bei adulten Spinnen zwischen annähernd 75 µm im körpernahen und annähernd 650-700 µm im körperfernen Bereich. Zu einer Reihe gehören ca. 7-9 Trichobothrien.

Auf den Metatarsen schwankt die Länge der Haare von ca. 100 µm bis ca. 850 µm. Zu einer Reihe gehören gleichfalls ca. 7-9 Trichobothrien.

Auf den Tibien der Laufbeine lassen sich vier Reihen Trichobothrien unterscheiden: zwei befinden sich auf der Vorder- und zwei auf der Hinterseite der Extremität. Jeweils eine Reihe rückt nahe an die Dorsallinie der Extremitäten heran und wird deshalb mit "vorne-dorsal" (vodo), bzw. "hinten-dorsal" (hido) bezeichnet. Die jeweils andere Reihe liegt "wirklich" vorne (vo), bzw. hinten (hi). Die vordere, bzw. hintere Reihe ist kurz und verläuft in Richtung der Diagonalen des Extremitätengliedes, d.h. schräg zur Längsachse des Beines. Die Trichobothrien werden zur Beinspitze hin länger (von ca. 100-300 µm). Die Reihen enthalten 2-4 Trichobothrien.

Die vorne-dorsale Reihe zieht annähernd parallel zur Dorsallinie, die Haare nehmen ebenfalls beinspitzenwärts an Länge zu, ihre Länge schwankt von 50-70 µm bis 400 µm. Diese Reihe besteht aus 3-5 Trichobothrien.

Die vordere, hintere und vorne-dorsale Reihe beginnt an der Basis der Tibia.

Die hinten-dorsale Reihe beginnt erst hinter dem ersten Drittel des Extremitätenabschnittes und verläuft parallel zur Dorsallinie. Ihre 4-5 Becherhaare besitzen unterschiedliche (nicht abgestufte) Längen (ca. 250-600 µm).

An den Pedipalpen befinden sich sowohl auf der Vorder- als auch auf der Hinterseite Trichobothrien. Während sie sich vorne gut einer Reihe zuordnen lassen, die nahe an der Dorsallinie und parallel zu dieser entlangzieht und daher mit vorne-dorsal (vodo) - entsprechend den Trichobothrien der Laufbeintibien - bezeichnet wird, handelt es sich auf der Hinterseite um eine größere Anzahl von Becherhaaren, die sich nicht oder nur sehr schwer Reihen zuordnen lassen und deshalb nur "hintere" Trichobothrien (hi) genannt werden.

Die Länge der meist 6 vorne-dorsalen Trichobothrien nimmt zur Spitze des Pedipalpus kontinuierlich zu. Sie schwankt zwischen 100-850 µm, die Länge der hinteren sogar von 75-1100 µm.

Beim Vergleich der Tibien, bzw. Metatarsen und Tarsen eines adulten Individuums, bzw. verschiedener Tiere untereinander fällt auf, daß die Anzahl der Becherhaare, ihre Lage und damit auch ihre Anordnung auf dem entsprechenden Extremitätenabschnitt Schwankungen unterworfen sind.

Die Anzahl und Lage der Trichobothrien hängt weitgehend von der Größe der Extremitäten, bzw. des Extremitätengliedes ab. Man erkennt aber beim Vergleich der "relativen Lage" [1] der Sensillen, daß ihre Abweichungen auf den verschiedenen Beinen nicht so groß sind, wie es zunächst den Anschein hatte.

---

[1] Die relative Lage wird angegeben durch den Quotienten aus Abstand des Trichobothriums vom Basalrand des Extremitätengliedes und Länge des entsprechenden Extremitätengliedes.

Eine genaue Kennzeichnung der einzelnen Trichobothrien auf einer Spinne ist möglich. Ein bloßes Abzählen der Haare innerhalb einer Reihe ist jedoch hierfür nutzlos, weil durchaus Trichobothrien "ausfallen" können. Allerdings sollte, um ein Auffinden der Becherhaare zu erleichtern, die Numerierung mitangegeben werden; außerdem sind weitere Daten erforderlich: welche Extremität, rechte oder linke Körperseite, Beinglied, Trichobothrien-Reihe, Trichobothrien-Nummer, relative Lage. Ich schlage folgende Kennzeichnung für die Trichobothrien einer Webespinne vor. 1. Beispiel: das 3. Trichobothrium der vorderen Reihe auf der Tibia des 4. rechten Beines[1]: 4. Tib. vo 3 (0,13)[1]; 2. Beispiel: das 6. vorne-dorsale Trichobothrium auf dem linken Pedipalpus[2]: Y vodo 6 (0,85)[2].

Für die Aufgabenstellung der vorliegenden Arbeit reicht eine Kennzeichnung der Trichobothrien nach der Körperseite, der Extremität und dem Extremitätenglied, sowie der Reihe, der das Trichobothrium entstammt. Also: 4. Tib. vo; bzw. Y vodo.

312 Verteilung und Anordnung der Trichobothrien auf einer Jungspinne

Jungspinnen besitzen, wie bereits erwähnt, noch keine Haare, wenn sie aus dem Ei schlüpfen, also auch noch keine Trichobothrien. Erst nach der ersten Häutung treten Haare auf. Die Tiere besitzen dann auf den Tibien je zwei, auf dem Metatarsus eines, auf dem Tarsus dagegen noch keines. Nach der zweiten Häutung tragen die Tiere auf der Tibia bereits vier (zwei auf der Vorder-, zwei auf der Hinterseite), auf dem Metatarsus zwei und auf dem Tarsus eines.

Mit jedem weiteren Wachstumsschub, der bei Arthropoden mit einer Häutung verbunden ist, nimmt die Anzahl der Trichobothrien zu.

Wie die Verhältnisse auf den Pedipalpen liegen, kann ich nicht sagen.

4312 Diskussion über das Kapitel 312 (Verteilung der Trichobothrien)

Bei der ersten und zweiten Häutung entstehen zunächst die am weitesten zur Beinspitze hin gelegenen Trichobothrien auf jedem Extremitätenglied. Mit den weiteren Häutungen kommen die weiter körperwärts gelegenen Trichobothrien hinzu.

---

1) Die rechte Körperseite sei für die Beine mit 1-4, links mit I-IV angegeben.

2) Für die Pedipalpen: rechts X, links Y.

Es wird vermutet, daß zwischen dem Wachstum einer Spinne (bzw. der Extremitäten) und der Vermehrung der Trichobothrien eine bestimmte Beziehung besteht. Eine derartige Beziehung dürfte bei Tegenaria nicht nur die Trichobothrien betreffen, sondern auch die anderen Haare.

Ähnliches wird auch für die Trichobothrien der Pseudoskorpione beschrieben (GABBUT, 1972).

Für die Geißelspinne Tarantula (Amblypygi) gilt die Beziehung nicht. Hier besitzt das erste Nymphenstadium die vollständige Anzahl an Trichobothrien. Beim 2. Stadium werden einige Trichobothrien zurückgebildet, um aber vom 3. Stadium an wieder zu erscheinen. Von da an ändert sich die Zahl der Becherhaare trotz Größenzunahme des Tieres nicht mehr (WEYGOLDT, 1970).

Auch bei den Skorpionen liegt das vollständige Muster der Trichobothrien bereits nach der 1. Häutung vor (HOFFMANN, 1967).

Es ist bei Tegenaria wahrscheinlich möglich, aufgrund einer Gesetzmäßigkeit zwischen Größenzunahme und Ausbildung von Trichobothrien Voraussagen zu machen, welches Trichobothrium bei der nächsten Häutung hinzukommen wird.

Dadurch wäre die Untersuchung von Neubildungen von Trichobothrien zur Klärung der Frage nach Differenzierungsproblemen eines Epithelverbandes möglich. Ähnliche Untersuchungen mit dem Lichtmikroskop sind bei Insekten gemacht worden (HENKE und RÖNSCH, 1951; LUKOSCHUS, 1962b, c).

32 Der Bau eines tarsalen, bzw. metatarsalen Trichobothriums einer Jung- bzw. Adult-Spinne

Allgemeines

Die Trichobothrien einer Spinne unterscheiden sich unter dem Binokular, abgesehen von der Haarlänge, nicht. Unter dem Rasterelektronenmikroskop ähneln sich die Trichobothrien ebenfalls sehr. Sie unterscheiden sich etwas in ihren Durchmessern. Es zeigt sich, daß die Länge der Haare annähernd mit dem Durchmesser der Trichobothrien korreliert ist.

Abgesehen von diesen Unterschieden variieren die Trichobothrien in ihrem äußeren Aufbau kaum.

Im Durchstrahlungselektronenmikroskop treten jedoch Unterschiede auf, die es geraten sein lassen, die nach ihrem Standort verschiedenen Trichobothrien nacheinander zu schildern.

Unterscheiden lassen sich einmal die Trichobothrien der Laufbeine von denen der Pedipalpen. An den Laufbeinen differieren die Trichobothrien der Metatarsen und Tarsen gegenüber den Trichobothrien der Tibien. Bei diesen weisen die Becherhaare zwischen den zwei auf der Vorderseite gelegenen Reihen Unterschiedlichkeiten auf. Die Sensillen der Hinterseite sind noch nicht untersucht worden. Von den Trichobothrien der Pedipalpen unterscheiden sich diejenigen der vorne-dorsalen Reihe von denen der Hinterseite, die offenbar untereinander ähnlich sind.

Bei den Trichobothrien der Tarsen und Metatarsen ließen sich im Elektronenmikroskop kaum Unterschiede feststellen. Innerhalb einer Reihe von Becherhaaren treten offensichtlich ebenfalls nur geringe Unterschiede auf.

Da Unterschiede bei den einzelnen Trichobothrien nur bei bestimmten Strukturen deutlich zu erkennen sind, genügt es, ein Trichobothrium ausführlich darzustellen.

Ich möchte dieses an einem Trichobothrium der Metatarsen, bzw. Tarsen tun.

Die Untersuchung erfolgte anfangs an Jungspinnen nach der 2.-4. Häutung.

Man darf davon ausgehen, daß die Becherhaare nicht erst für adulte Tiere als Sinnesorgane von Bedeutung sind und daß ein Trichobothrium einer Jungspinne dem eines Adultus im wesentlichen gleicht. Unterschiede könnten aufgrund einer Größendifferenz entstehen. Cuticulare Anteile des Sensillums besitzen noch nicht die endgültige Ausprägung.

Trichobothrien an Jungspinnen sind sehr dick im Verhältnis zum Tarsus-, bzw. Metatarsusdurchmesser, ca. 1:4,5 bei Tarsen, ca. 1:5 bei Metatarsen (elektronenmikroskopische Befunde). Aufgrund

der Kleinheit der Objekte gelingt es im Binokular nur sehr schwer, diese auszumessen, daher differieren die Werte der Tabelle erheblich von den elektronenmikroskopisch ermittelten.

Aus der Tabelle geht aber hervor, daß die Trichobothrien weniger stark von Häutung zu Häutung zunehmen, als die Extremitäten (nur deren Dickenzunahme wurde gemessen).

Tabelle 1:

Beinglied	Beinglied Durchmesser (mm)	Trichobothrium Durchmesser (mm)	Dickenverhältnis Trichobothrium:Bein
Jungspinne 2. Häutung			
Tarsus	0,06	0,01	1:6
Metatarsus	0,07	0,01	1:7
Tibia	0,09	0,01	1:9
Jungspinne 3. Häutung			
Tarsus	0,08	0,01	1:8
Metatarsus	0,11	0,01	1:11
Tibia	0,15	0,01	1:15
Adultspinne			
Tarsus	0,23	0,02	1:12
Metatarsus	0,31	0,02	1:15
Tibia	0,58	0,02	1:29

Die Trichobothrien der Tarsen und Metatarsen, sowie die der Tibien der Pedipalpen und Laufbeine sind derart angeordnet, daß sie in Alleen von anderen Haaren stehen; auf diese Weise können sich die Becherhaare trotz der großen Vielzahl anderer Haare im Luftzug nach allen Seiten frei bewegen.

Bei einer adulten Spinne befinden sich etwa 300-900 andere Haare auf jedem Beinglied:

Tabelle 2:

	Haare	Fiederhaare	Trichobothrien
Femur	400	500	/
Patella	200	300	/
Tibia	400	500	16-23
Metatarsus	400	400	7-9
Tarsus	200	100	7-9
	1600	1800	30-41
insgesamt ca.	3500		

Bei der Darstellung der tarsalen, bzw. metatarsalen Trichobothrien sollen zunächst die cuticularen Strukturen geschildert werden, danach die Zellen, die am Aufbau beteiligt sind. Bei der Schilderung der Bildungen, bzw. Abscheidungen der Zellen wird es zu Themenüberschneidungen kommen.

321 Cuticulare Strukturen

3211 Die Cuticula in der Nachbarschaft eines Trichobothriums

Im Elektronenmikroskop erscheint die Cuticula zunächst dreischichtig. Ganz außen liegt eine relativ dünne Lage, die in regelmäßigen Abständen rippenförmige Erhebungen besitzt. Darunter folgt eine wesentlich dickere elektronendichte Schicht. Sie weist 8-12 parallel zur Oberfläche liegende dünne Lamellen auf. Darunter folgt eine weniger elektronendichte Schicht, die bei adulten, häutungsfernen Tieren sehr mächtig wird, sie wird dann 3-5 mal dicker als die beiden äußeren Lagen zusammen. Auch sie ist in viele Lamellen unterteilt, die ebenfalls parallel zur Oberfläche verlaufen. Die Lamellendicke ist beträchtlich, sie nimmt nach außen hin ab (Abb. 3a).

Auf Längsschnitten weisen die Lamellen das bekannte Bogenmuster auf.

Porenkanäle lassen sich beobachten. Sie durchstoßen die beiden lamellierten Schichten, enden aber dicht unter der Oberfläche, bzw. es sieht so aus, als ob sie diese über feinere Kanäle erreichten (Abb. 3a,b,c).

43211 Diskussion über das Kapitel 3211 (Cuticula allgemein)

Die drei im Elektronenmikroskop sich unterschiedlich darstellenden Lagen der Cuticula lassen sich den Vorstellungen, die aufgrund von lichtmikroskopischen Untersuchungen gewonnen wurden, zuordnen.

Wie bei den Insekten und Krebsen besteht die Spinnen-Cuticula aus einer Epi- und Procuticula (SEWELL, 1955; KRISHNAKUMARAN, 1962; ECKERT, 1967; BARTH, 1969, 1970). Bei häutungsfernen Tieren unterscheidet man unterhalb der Epicuticula eine sogenannte Exocuticula. Die Exocuticula enthält im Gegensatz zu den Insekten Schwefel (LAFON, 1943, zit. bei SEWELL, 1955; KRISHNAKUMARAN, 1960), der aber speziell bei Tegenaria bei der Härtung der Cuticula keine große Rolle zu spielen scheint (SEWELL, 1955). Die Exocuticula wird mit der nächsten Häutung abgeworfen. Sie bildet den am stärksten sklerotisierten Anteil der Cuticula. Die Sklerotisierung verläuft wie bei den Insekten von außen nach innen. Unter der Exocuticula liegt die Mesocuticula, die sich nach der Häutung zur Exocuticula umwandelt (BARTH, 1969). Nach Bildung der neuen Endocuticula differenziert sich sogleich ihr äußerer Anteil zur Mesocuticula, die bei Spinnen (im Gegensatz zu den Insekten) erhalten bleibt und mit Hilfe von bestimmten Färbungen (nach MALLORY) im Lichtmikroskop von der darunterliegenden Endocuticula unterschieden werden kann (BARTH, 1969).

Die Procuticula bei Tegenaria zeigt häufig einen Aufbau aus Lamellen. Diese weisen im Elektronenmikroskop einen bogenförmigen Verlauf der Mikrofibrillen auf, wie das für Cupiennius (BARTH, 1969) und anderen Arthropoden-Cuticulae (weitere Literatur bei: KÜMMEL, CLAASSEN und KELLER, 1970) beschrieben wird. Daß diese Erscheinungen als optische Artefacte gewertet werden müssen, konnte BOULIGAND (1965a, b) als erster zeigen. Für Spinnen gelang es BARTH (1969), diese Ergebnisse zu bestätigen.

Im Lichtmikroskop nicht zu erkennen ist die Epicuticula (BARTH, 1969). BROWNING (1942) erwähnt sie für die Cuticula von Tegenaria deshalb auch nicht. Er unterscheidet ebenso wie GOSSEL (1936) nur zwischen einer Exo- und einer Endocuticula.

Im Elektronenmikroskop sind also drei Hauptcuticula-Lagen zu erkennen, die entsprechend als Epi-, Exo- und Endocuticula bezeichnet werden.

Die Epicuticula unterteilt sich in mehrere übereinanderliegende Schichten (Abb. 3b, c). Hier können die Ergebnisse BARTHs (1969) an Cupiennius (Ctenidae) durch Tegenaria (Agelenidae) annähernd bestätigt werden. Bei Tegenaria liegt direkt über der Exocuticula eine dünne Schicht großer Elektronendichte, die bei Cupiennius nicht beschrieben wird, darüber schließt sich eine Zone geringer Elektronendichte an, sie dürfte identisch sein mit Zone 1 bei BARTH (1969), die als "dense layer" (GLUUD, 1968, zit. bei KAESTNER, 1972), entsprechend der Terminologie der Insekten cuticula oder als Proteincuticula (LOCKE, 1969) bezeichnet wird. Darüber schließt sich eine der Zone 2 bei BARTH (1969) entsprechende Schicht, die vorzugsweise in den Rippen, die die Epicuticula bildet, liegt und als "Cuticulinschicht" identifiziert werden kann. Über dieser befinden sich auch bei Tegenaria noch mindestens 2-3 Schichten, von denen die innerste sehr dünn und unscheinbar, die beiden darüber liegenden von lockerer Konsistenz sind. Die 3 Schichten sind wahrscheinlich mit den von BARTH (1969) angegebenen Zonen 3 und 4 (gerichtete Lipidschicht) sowie der Zone 5 (Zementschicht) vergleichbar.

Die Epicuticula von Tegenaria bildet, wie dieses von BARTH (1969) auch von Cupiennius beschrieben wird, Rippen aus, die fingerabdruckartige Muster aufweisen (Abb. 4 - 7). Auf den Tarsen und Metatarsen ist die Vorzugsrichtung der Rippen etwa senkrecht zur Beinlängsachse, Trichobothrien und andere Sensillen "lenken" die Richtungen nur unwesentlich ab; auf den Tibien verläuft die Vorzugsrichtung parallel zur Längsachse, hier werden die Trichobothrien teilweise in das Muster mit einbezogen. Über die Bedeutung der Muster für die Sensillen kann ich keine Aussage machen.

Die Cuticula der Arthropoden ist vertikal durchzogen von feinen Porenkanälen, die von der Endo- durch die Exocuticula bis unter die Epicuticula ziehen (KAESTNER, 1972). Ihr Verlauf ist bei Spinnen nicht von unten nach oben auf einem Bild zu verfolgen, da die Porenkanäle sich dem Verlauf der Mikrofibrillen der Procuticula anpassen (NEVILLE, THOMAS and ZELAZNY, 1969; BARTH, 1969, 1970). In die Porenkanäle erstrecken sich plasmatische Fortsätze der Epidermiszellen, im äußeren Teil ist nur noch ein feiner Strang, das Porenfilament, zu erkennen (KAESTNER, 1972).

Bei Tegenaria erreicht der Porenkanal die Epicuticula. Unter der "dense layer" bildet er zahlreiche schmale bandförmige Kanälchen aus, die auf Tangentialschnitten durch die Cuticula mäanderförmig aussehen (Abb. 1d), wie das auch für Cupiennius beschrieben wurde (BARTH, 1969). Im Gegensatz zu den Insekten besitzen die Porenkanäle der Spinnen kein Chitin (SEWELL, 1951).

3212 Cuticulare Strukturen eines Trichobothriums

32121 Der Becher

Das Haar eines Trichobothriums ist in seinem basalen Bereich von einer cuticularen Auffaltung umgeben, die man als Becher beschrieben hat (DAHL, 1883, 1885; GOSSEL, 1936; GÖRNER, 1965).

Die Außenwand des Bechers steigt in seinen nach vorne, bzw. hinten gelegenen Teilen fast senkrecht von der Beinoberfläche (Abb. 5, 7a, 11), in seinen zur Beinspitze bzw. zum Körper gelegenen Teilen jedoch wesentlich flacher empor (Abb. 4b, 7b, 8). Die oberen Ränder des Bechers hängen zentralwärts über, lassen aber in der Mitte eine Öffnung frei (Abb. 2-8), die demnach im Durchmesser wesentlich kleiner ist als der Durchmesser des Bechers an seiner Basis.

Durch diese Öffnung ragt das Haar nach außen. Bei einer Jungspinne im 2. Larvenstadium beträgt der Öffnungsdurchmesser in der Längsrichtung ca. 4,5-4,8 µm (6-6,5 µm)[1)], in der Querrichtung ca. 3,5-4 µm (5-5,5 µm)[1)]. Der Durchmesser an der Becherbasis beträgt ca. 12-13 µm (20 µm)[1)] in der Längs- und ca. 10 µm (16 µm)[1)] in der Querrichtung.

---

1) Die Werte in Klammern geben die entsprechenden Maße für die Trichobothrien von adulten Tieren an.

Wie auf der rasterelektronenmikroskopischen Abbildung (Abb. 4 , , 6) zu erkennen ist, besteht der Becher aus zwei Anteilen. Es sieht so aus, als ob der Becher an seiner körperwärts gelegenen Seite von einer zusätzlichen cuticularen Platte eingefaßt wird. Den Eindruck einer Doppelstruktur erhält man auch im Elektronenmikroskop bei einem Querschnitt durch ein Trichobothrium (Abb. 2 , 11). Auf Längsschnitten durch den Becher sieht man, daß die zusätzliche Platte mit der Becherwand verschmolzen ist (Abb. 8).

In das Bild einer Auffaltung zur Entstehung des Bechers paßt, daß Epidermiszellen zunächst lappenförmige Fortsätze in die Falten von unten her entsenden, die dann in der Becherwandung in immer dünner werdende Kanäle sich verjüngen. In den oberen Teilen des Bechers scheinen auch ringförmig angeordnete Querkanäle zu existieren, von denen die Porenkanäle ihren Ausgang nehmen,
die, wie bereits für die Porenkanäle der allgemeinen Cuticula geschildert, in mäanderförmigen Kanälchen nach außen münden. (Abb. 3d)

Der Grund des Bechers, der etwas über dem Niveau der umgebenden Beinoberfläche liegt, steigt nach der Seite, die zur Beinspitze hinweist, stufenförmig an und senkt sich dann etwas unter dieses Niveau ab. Es entsteht dadurch an dieser Stelle eine Mulde (Abb. 1 , 2 , 8).

An den übrigen Seiten erhebt sich die Innenwand des Bechers direkt vom Grunde unter Ausbildung von Lamellen (Abb. 11), die peripher nahezu um den kreisförmigen Grund herumziehen. Im Bereich vor der Mulde gehen sie in den stufenförmigen Teil des Bechergrundes über. An der körperwärts gelegenen Seite verschmelzen sie mit der Becherinnenwand (Abb. 1, 2, 8).

Die Fläche des Bechergrundes liegt nicht parallel zur Beinoberfläche, sondern fällt ihr gegenüber um einen Winkel von ca. 30° zur Beinspitze hin ab (Abb. 1 , 2 , 8) (GÖRNER, 1965b).

32122 Der Zylinder

Der Bechergrund weist eine zylinderförmige Aussparung auf, die mit einer Membran bedeckt ist, in der das Haar beweglich "hängt". Die zylinderförmige Aussparung[1)] stellt eine cuticulare Einfaltung ins

---

1) in Zukunft kurz: Zylinder genannt

Beininnere dar. Dieses wird auf rasterelektronenmikroskopischen Abbildungen von der Unterseite einer Exuvie im Bereich eines Trichobothriums deutlich (Abb. 17).

Die Innenwand des Zylinders ist mit einer schwammartigen Cuticula ausgekleidet (Abb. 1,9, 10, 11, 12, 20d).

Unter der Membran befindet sich ein wahrscheinlich flüssigkeitserfüllter extrazellulärer Hohlraum. Dieser ist zum Beininneren hin von einer fibrillären Schicht ausgekleidet (Abb. 1,9).

32123 Die Membran über der zylinderförmigen Bohrung ist im Elektronenmikroskop sehr dünn, ca. 400-450 Å (Abb. 3d, 9, 10, 12d). Sie entspricht wahrscheinlich einer Epicuticula, da sie einerseits in die Epicuticula des Haares (Abb. 9, 10, 12b) und andererseits in die der Becherinnenwand übergeht (Abb. 3d, 9, 10). Die Membran spannt sich ziemlich flach über den Zylinder. An ihrem Rande weist die Membran aber stufenförmige Erhöhungen auf (Abb. 8, 9, 10, 12), die sich als Membran-Reserven für die Ablenkungen des Haares (s. später) deuten lassen.

Direkt unter der Membran befindet sich im Elektronenmikroskop regelmäßig eine konstant breite Zone von geringer Elektronendichte, unter der mehrere Lagen von Fibrillen sich erstrecken.*1 Diese sind einerseits an dem Haar befestigt und ziehen von hier radiär nach allen Seiten zur Wand des Zylinders, wo sie in die schwammartige Auskleidung übergehen (Abb. 9, 10, 12).

432123 Diskussion über das Kapitel 32123 (Membran)

Die Membran über dem Zylinder ist sicher nicht allein mit der im Lichtmikroskop erkennbaren Gelenkmembran identisch, dafür ist sie zu dünn.

Seit den Untersuchungen von WEIS-FOGH (1960) ist bekannt, daß das gummiartige Protein Resilin in der Insektencuticula vorkommt. Bei den Haarplattensensillen der Honigbiene konnte THURM (1965) ebenfalls Resilin feststellen. Im Elektronenmikroskop allein gelingt der Nachweis von Resilin nicht (ELLIOT, HUXLEY and WEIS-FOGH, 1965). Diese Autoren konnten aber zeigen, daß Resilin ein Bestandteil der Epicuticula ist.

*1 (Abb. 9-12)

Entsprechend diesen Befunden darf vermutet werden, daß Resilin unterhalb der Membran - einer Epicuticula - in der Zone der geringen Elektronendichte vorkommt. Möglicherweise ist Resilin ebenfalls zwischen den übereinanderliegenden Fibrillen-Schichten, die sich an die Zone geringer Elektronendichte anschließen, vorhanden. Nimmt man alle diese Bereiche Membran i.e.S. Resilinschicht, Fibrillenlagen, zusammen, ergibt sich eine Struktur von der Größenordnung, die mit der lichtmikroskopisch erkennbaren für die Gelenkmembran übereinstimmt.

Ähnliches wird auch für die Trichobothrien von Scutigerella vermutet (HAUPT, 1970).

3212 4 Das Haar eines Trichobothriums

Das Haar eines Trichobothriums ist außerordentlich lang und dünn. Die Länge der Haare ist jedoch für die Trichobothrien der verschiedenen Orte auf den Beingliedern unterschiedlich. Zu den längsten Haaren des Metatarsus und Tarsus zählt das jeweils am weitesten zur Beinspitze hin gelegene Haar.

Das Haar gliedert sich in einen oberhalb und in einen unterhalb der Membran gelegenen Abschnitt (Abb. 1, 2, 9, 10, 15b).

Der oberhalb der Membran gelegene Teil beginnt mit einem relativ dünnen stielartigen Bereich von ca. 0,5-0,6 µm (1,3-2,2 µm) [1] Dicke, der sich aber kurz darauf auf über das Doppelte verbreitert. Hier "knickt" das Haar körperwärts um einen Betrag von ca. 30° ab, 1,5 µm oberhalb davon wird diese Abknickung um einen "Knick" in entgegengesetzter Richtung nahezu wieder kompensiert (Abb. 2, 6, 9, 13d, 14). Oberhalb der Becheröffnung verläuft das Haar weitgehend geradlinig (Abb. 13a), wenn von einer leichten Krümmung des Haarspitzenbereiches abgesehen wird.

Das Haar steht in der Ruhelage senkrecht auf der Membran, da diese aber gegenüber der Beinoberfläche um ca. 30° geneigt ist, erklärt es sich, daß das Haar nicht genau senkrecht zur Beinoberfläche in dieser inseriert, sondern ebenfalls etwa 30° zur Beinspitze hin abgelenkt ist.

---

1) Die Werte in Klammern gelten für adulte Tiere.

Im Bereich der Knickungen (noch im Becher) erreicht das Haar beinahe seine größte Dicke, kurz darüber verjüngt es sich etwas, um dann bis in eine Höhe von 20-50 µm langsam in seiner Dicke zuzunehmen. Oberhalb davon wird es allmählich wieder dünner. (Abb. 13,15)

Das Haar ist, von seiner Basis abgesehen, fast vollständig hohl. Dünne Querstäbe, die vereinzelt von einer Seite der Innenwand zur anderen ziehen, tragen wahrscheinlich zur Festigkeit des Haares bei. In seinem basalen Bereich scheint das Haar massiv zu sein, d.h. es ziehen nach seiner Fertigstellung keine Zellfortsätze und ebenso keine Sinneszellausläufer in ihn hinein, wie das auch GOSSEL (1936) feststellte.

Bereits bei der Beobachtung mit dem Lichtmikroskop fällt eine starke Befiederung vor allem im oberen Bereich des Haares auf. In der basalen Region bereits im Bereich der Abknickungen des Haares lassen sich im Elektronenmikroskop, besser aber unter dem Rasterelektronenmikroskop, rippenförmige Strukturen erkennen (Abb. 1 ,4-7, 13 , 14), die zunächst noch unregelmäßig aussehen, weiter oben manchmal aber in rechtsgewundenen Spiralen mit sehr großer Periode (Abb.6b ,13a) um den Haarschaft herumziehen, manchmal auch parallel zur Haarlängsachse verlaufen. Dabei bilden zwei parallel laufende Rippen an ihrem Ende ein gemeinsames Fiederhärchen aus (Abb.13b), das im Winkel von ca. 45° von der Haaroberseite absteht.

Die Basis des stielartigen Abschnittes des Haares ist der Bereich, an dem die Membran (= Epicuticula der Gelenkmembran) mit dem Haar in Verbindung tritt.

Unterhalb der Membran setzt sich das Haar fort; es verbreitert sich jäh zu einer plattenartigen Struktur, die etwa eine Dicke von 0,5 µm [1] hat. Am Rande dieser plattenartigen Verbreiterung setzen die übereinanderliegenden Fibrillenlagen an (Abb. 9 , 10 ,12-16,18b), die im Zusammenhang mit der Membran bereits erwähnt wurden.

3212 5 Das Verbindungsstück

Unter der Platte nimmt das Haar zunächst wieder die Dicke des Stieles an, darunter verjüngt es sich dann weiter (Abb.13c).
(Abb.1)

---

1) Der Wert gilt für Adultspinnen.

Im Elektronenmikroskop ist es nur sehr schwer möglich, sich ein Bild von der Struktur unterhalb der Platte zu machen, da es nicht gelingt, von dieser Region des Trichobothriums Schnittserien zu erhalten. Einzelne Bilder (Abb.16) lassen sich allerdings nachträglich bei Kenntnis der Struktur entsprechend einordnen und interpretieren.

Mit Hilfe von rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen (Abb.17 ,18) von der Innenseite einer Exuvie im Trichobothrium-Bereich erkennt man diesen, als Verbindungsstück bezeichneten Teil des Haares, als eine rinnenförmige Struktur. Zu derselben Vorstellung gelangt man, wenn man einzelne aus dem Trichobothrium herausgezupfte Haare[1] unter dem Rasterelektronenmikroskop (REM-Abb. 13c ,15) betrachtet. Dabei zeigt es sich, daß im Trichobothrium die Rinne körperwärts weist.

Die unter dem Rasterelektronenmikroskop erbrachten Ergebnisse konnten die Vorstellungen über das Aussehen dieses Teiles des Haares bestätigen, die sich GÖRNER (1965 b) aufgrund von Phasenkontrastaufnahmen gemacht hatte.

32126 Der Helm

Das Verbindungsstück stellt den Anschluß her zwischen dem Haarschaft (oberhalb der Membran) und einer von RICHTER als "Glocke" (unveröffentlicht), von GÖRNER (1965 b) mit "helmet" bezeichneten Struktur.

Der hier Helm genannte Teil des Sensillums darf nicht als isolierte Struktur interpretiert werden; denn sie stellt eine morphologisch-funktionell wichtige proximale Fortsetzung des basalen (unterhalb der Membran gelegenen) Haarabschnittes dar.

Der Helm ist ein recht kompliziert gebauter Teil des Sensillums. Der im Querschnitt runde bis ovale, distal verjüngte und innen hohle Helm, erweitert sich nach proximal zu und endet mit weiter Öffnung (Abb. 1 , 2 ,35,37). In diese Öffnung ziehen von unten her vier distale Sinneszellfortsätze, auf die später eingegangen wird.

Die Wand des Helmes erscheint im Elektronenmikroskop dreischichtig, wobei die mittlere Schicht weniger elektronendicht ist als die innere und die äußere (Abb.19 ,35a,36 ,38).

---

1) Herrn Prof. Dr. GÖRNER danke ich für die Bereitstellung von isolierten Haaren von verschiedenen Trichobothrien.

Vom proximalen zum distalen Bereich des Helmes treten in den Schichtungen Veränderungen auf. Während im proximalen Teil (also nahe der Eintrittsöffnung für die Sinneszellfortsätze) die elektronendichten Schichten innen und außen dünn sind, verdickt sich mindestens die innere Schicht im distalen Bereich stark, ebenso die mittlere, die ein faseriges Aussehen annimmt (Abb.19b,c, 36a,b).

Etwas unterhalb der Helmspitze erkennt man im Elektronenmikroskop auch aufgrund von Querschnittserien, daß die innere Wand stufenförmig aussieht.* Von proximal nach distal verdickt sich die innere Wand "auf Kosten" des Helmlumens plötzlich stufenförmig.* Besonders gut ist die Verdickung an den Seiten vorne und hinten ausgeprägt (Abb.19b,c).

Die bisher geschilderten Wandverhältnisse gelten so nur für die tarsalen Trichobothrien. Die metatarsalen Trichobothrien weisen hier eine geringe Abweichung auf. Bei diesen Trichobothrien reicht die Innenwand des Helmes nicht bis in den Öffnungsbereich, sondern endet weit davor.* Auf diese Weise wird bei diesen Helmen die Stufenform erreicht.

Sowohl die Innen- als auch die Außenwand weisen Oberflächenstrukturen auf. Der Innenwand sitzen im distalen Bereich halbkugelförmige Gebilde an, die das nach distal zu kleiner werdende Helmlumen weiter einengen.* Im Öffnungsbereich legt sich um diese ein Wulst herum, der die Mündungsweite etwas verringert.* Der Außenwand liegen in Längsrichtung des Helmes Leisten, bzw. Wülste an,* die jedoch im Rasterelektronenmikroskop nicht feststellbar sind. Diese Strukturen finden sich vornehmlich im Spitzenbereich des Helmes; ich vermute, daß es sich um Übergangsstrukturen zwischen Verbindungsstruktur und Helm handeln könnte (Abb.9).

Dicht unterhalb der plattenartigen Verbreiterung des Haares treten mikrotubuliartige, extrazelluläre Strukturen auf, die nach allen Seiten in den extrazellulären Hohlraum ragen (Abb. 16), aber keine Verbindung mit dem Helm aufnehmen. Über ihre Bedeutung kann nichts gesagt werden. Im proximalen Bereich des Verbindungsstückes liegt eine granuläre

* (Abb.19b, 26a)
* (Abb.36a)
* (Abb. 37)
* (Abb.19a,b, 35a, 36a, 39)
* (Abb.15, 36)
* (Abb.36, 38a)

Substanz, die mit der Helmspitze assoziiert ist. Sie läßt sich mit rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen von isolierten Haaren, die noch den Helm besitzen, vergleichen. Hier wird der Helm mit der Verbindungsstruktur über eine nicht näher identifizierbare Masse verbunden. Ob durch die Masse eine feste Verbindung zwischen dem Helm und der Rinne hergestellt wird, ist nicht sicher (Abb. 15b,c).

Die rinnenförmige Vertiefung des Verbindungsstückes setzt sich bis zur Spitze des Helmes fort, so daß das Verbindungsstück hier im Querschnitt hufeisenförmig aussieht. Die Spitze des Helmes verschmälert sich derart, daß sein Gipfel in die Rinne hineinpaßt, d.h. die Schenkel des Hufeisens greifen um den Helm herum (Abb. 2 ,13c).

Bei einem in der Ruhelage befindlichen Haar weist der Helm gegenüber der Richtung des Haares, bzw. des sich geradlinig fortsetzenden Verbindungsstücken eine Knickung um ca. 30° auf (Abb. 2,9, 15).

Auf rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen von Trichobothrien-Unterseiten bei Exuvien ist wiederholt der Helm in Richtung zum Körper hin in die Rinne eingeklappt. Ähnliche Erscheinungen findet man manchmal auch bei isolierten Haaren (Abb. 13d, 14, 17).

432124-6 Diskussion über die Kapitel 32124-6 (Haarschaft, Verbindungsstück und Helm)

Haare bei Arthropoden stellen cuticulare Gebilde dar, die mittels einer Gelenkmembran in der übrigen Cuticula beweglich aufgehängt sind. Die Membran spannt sich meist über einen als Basalring (WEBER, 1954) bezeichneten zylinderförmigen Kanal und schließt diesen nach außen hin ab.

Derartig beweglich aufgehängte Haare sind bei Arthropoden allgemein mit Sinneszellen assoziiert, d.h. distale Fortsätze ziehen von unten her in den Bereich dieser Haare oder in sie hinein.

Der sich unter einem Sinneshaar ausbildende Hohlraum (über die Herkunft dieses Raumes siehe RICHTER (1962), über seine Bedeutung für das Sensillum siehe NICKLAUS (1967)) dehnt sich auch in den cuticularen zylinderförmigen Kanal, sowie in das Haarlumen hin aus.

Bei chemischen Sensillen zieht der Sinneszellfortsatz mehr oder weniger weit in das Lumen des Haares hinein. Bei mechanischen Sensillen endet der Fortsatz entweder unter dem Haar oder an dessen Basis selbst, oder er zieht ein Stück in das Haar hinein und legt sich an eine Seite des Haares an dessen Innenwand an.

Die Anheftung des Sinneszellfortsatzes erfolgt mit Hilfe von cuticularen Hilfsstrukturen, die von Zellen, die die Sinnesfortsätze umhüllen, gebildet werden.

Nur in wenigen Fällen besitzt das Haar unterhalb der Gelenkmembran einen oder mehrere kleinere cuticulare zapfenartige Fortsätze, an denen bei mechanoreceptiven Sinneshaaren die Sinneszellfortsätze enden und sich mit ihren cuticularen Hilfsstrukturen befestigen. Als Widerlager für die Fortsätze dienen häufig vom Basalring ausgebildete Vorsprünge und ähnliche Strukturen. Bei Ablenkung des Haares wird dieser Zapfen der Haarbasis gegen den Sinneszellfortsatz gedrückt und ein Reiz ausgelöst.

Derartige Fortsätze der Haare unterhalb der Gelenkmembran sind u.a. bei den Trichobothrien der Symphylen (HAUPT, 1970), bei Insekten, und zwar bei den Faden und Keulenhaaren von Gryllus (GNATZY und SCHMIDT, 1971), bei den antennalen Haarsensillen der Baumwollwanze Dysdercus (GAFFAL und HANSEN, 1972) und der Mücke Aëdes (ZACHARUK and BLUE, 1971) beschrieben worden.

Eine Bildung dieser Ausmaße, wie sie bei den Trichobothrien der Webespinnen existiert, ist meines Wissens bisher noch nicht bei Arthropoden beschrieben worden. Bei den Trichobothrien der Spinnen setzt sich das Haar unterhalb der Gelenkmembran durch die Verbindungsstruktur fort und gibt dem sich daran anschließenden Helm eine Stütze.

Erst der Helm stellt die eigentliche Struktur dar, in der die Sinneszellfortsätze ihre Anheftung erfahren.

Auch die Struktur des Helmes stellt für Arthropoden bisher eine Einmaligkeit dar.

Die Besonderheit liegt in der Art und Weise der Befestigung des Helmes auf der Verbindungsstruktur. Dabei spielt die Frage, wie fest die Verknüpfung ist, nur eine untergeordnete Rolle. Es sieht danach so aus, als ob der Helm ebenfalls eine basale Struktur des Haares darstellt.

Die Herkunft des Helmes ist aber noch ungewiß. Sie kann erst durch Untersuchungen der Entwicklung von Trichobothrien gelöst werden.

Auch der mehrschichtige Aufbau der Helmwand legt die Vermutung nahe, daß der Helm eine dem Haar verwandte Struktur darstellt, und somit auch eine Bildung derjenigen Zelle ist, die das Haar abscheidet, der trichogenen Zelle.

Für diese Vermutung spricht auch das gedrungene, massige Aussehen des Helmes, der eine klar erkennbare Abgrenzung nach unten (zum RLR) besitzt.

Der Helm ist aber trotz der vermutlich andersartigen Bildungsweise und Struktureigentümlichkeit vergleichbar mit den cuticularen Scheiden anderer Arthropodensensillen. Einerseits stellt zwar der Helm wahrscheinlich eine basale Fortsetzung des Haares dar, andererseits dient aber auch er den Sinneszellfortsätzen als Anheftungsstruktur wie dieses in ähnlicher Weise für die cuticularen Scheiden gilt.

Bei den Trichobothrien von Tegenaria werden etwas unterhalb des Helmes die Sinneszellfortsätze durch eine fibrilläre Hülle umgeben (Abb. 30), die mit den cuticularen Scheiden anderer Sensillen möglicherweise eher vergleichbar sind, worauf noch eingegangen wird (Kapitel 32323). Hingewiesen sei für Mechanoreceptoren auf Arbeiten von SCHMIDT (1969); GNATZY und SCHMIDT (1972a), für Chemoreceptoren auf ERNST (1969); SLIFER and SEKHON (1964a, b, 1968b) und HANSEN und HEUMANN (1971). Die Aufgaben der cuticularen Scheiden vor, während und nach der Häutung zeigen ZACHARUK (1962), GNATZY und SCHMIDT (1971) und ERNST (1972).

Bei Spinnen kommen zahlreiche Sensillen vor, deren distale Sinneszellfortsätze in Hüllen liegen, die den cuticularen Scheiden sehr ähnlich sind. Es sind im Gegensatz zum Helm der Trichobothrien meist dünne Gebilde, die die Dendriten über größere Strecken einhüllen (Abb.).

Bei Tegenaria besitzt die Helminnenwand in ihrem distalen Teil Oberflächenstrukturen in Form von halbkugeligen Gebilden (Abb. 35a, 36a). Ich möchte ihre Bedeutung darin sehen, daß sie die Dendriten im Helm befestigen helfen.

Bei anderen (nicht näher untersuchten) Sensillen bei Tegenaria kommen derartige halbkugelförmige Gebilde an der Innenwand von Strukturen, die den cuticularen Scheiden ähnlich sind, vor. Etwas Ähnliches beschreiben auch BARTH (1969) für Spalt- und Sinnesorgane bei Cupiennius und FOELIX (1970) für die Tarsalsensillen von Araneus.

GÖRNER (1965b) weist aufgrund von Phasenkontrastaufnahmen darauf hin, daß der Helmunterrand bei den Trichobothrien der Pedipalpen in Lappen ausgezogen sei (näheres s. Kap. 34). Derartige Strukturen lassen sich in der Weise weder auf dem Rasterelektronenmikroskop noch mit dem Elektronenmikroskop aufgrund von Schnittserien feststellen.

322 **Der Rezeptorlymphraum**

Der ganze bisher beschriebene Apparat des Haares unterhalb der Membran liegt in einer großräumigen Höhlung, die wahrscheinlich von einer Flüssigkeit erfüllt ist.

Nach außen wird dieser Raum begrenzt von der Gelenkmembran und der Cuticula der zylinderförmigen Aussparung. Nach unten (zum Beininneren hin) wird er von einer fibrillären Schicht, die sich direkt an die Cuticula des Zylinders anschließt, ausgekleidet.

Die fibrilläre Schicht, die bei Jungspinnen, deren Zwischenhäutungsstadien nicht bestimmt wurden, und bei frischgehäuteten größeren Spinnen nur sehr dünn und unscheinbar ist, erweitert sich bei häutungsfernen Tieren zu einem breiten Gebilde. Dabei könnte es sich um eine Cuticula aber auch um eine Art "surface coat" handeln.

Für die Deutung einer Cuticula spricht folgendes: auf Längsschnitten durch diese Schicht erkennt man einen bogenförmigen Mikrofaserverlauf,* wie er für den lamellären Aufbau der Procuticula der Arthropoden beschrieben wird. Außerdem wird die fibrilläre Schicht mitgehäutet. Dieses geht aus elektronenmikroskopischen Bildern hervor, die von Tieren gemacht wurden, die sich gerade häuteten (Abb.20b,c). Auf rasterelektronenmikroskopischen Abbildungen von der Unterseite der Trichobothrien von Exuvien schließt sich an den Zylinder ein zartes Häutchen an, das teilweise zerrissen ist (Abb.17d), auf manchen Bildern sich aber faltenfrei der Cuticula des Bechers anlegt (Abb.17b). Wahrscheinlich handelt es sich dabei um die fragliche Schicht.

Direkt unterhalb des Zylinderrandes stellt die fibrilläre Schicht noch eine dünnere Lamelle dar,* zum Beininneren hin, aber mehr noch zur proximalen Seite des Rezeptorlymphraumes,* verdickt sich die Schicht, zusehends und läßt hier eine kanalartige Öffnung frei, durch die Sinneszellfortsätze und sie begleitende Hüllen in den Hohlraum treten.

Dieser nach proximal sich verdickende Teil der fibrillären Schicht nimmt das Aussehen eines "surface coat" an. Hier ist nichts mehr von einem Bogenmuster zu erkennen. Vielmehr besteht die Schicht aus einem lockeren Fibrillennetz. (Abb.23,24,28,30)

* (Abb. 20a)
* (Abb. 1,2)
* (Abb. 1,28)

Die beschriebene fibrilläre Schicht kleidet den Rezeptorlymphraum vollständig aus und begrenzt diesen gegenüber anderen Räumen, auf die noch eingegangen wird (Abb. 1,8,20a).

Die Flüssigkeit des Rezeptorlymphraumes und die fibrilläre Schicht werden vermutlich von Zellen abgeschieden, die dem Hohlraum, bzw. der fibrillären Schicht, anliegen. Die Zellen besitzen zum Hohlraum hin starke Oberflächenvergrößerungen in Form von Mikrovilli. Auf diese Zellen wird später (im Kapitel 3232) noch eingegangen.

4322 Diskussion über das Kapitel 322

Der sich unter der Gelenkmembran zum Beininneren hin erstreckende Hohlraum kann wegen seiner Lage mit ähnlichen Räumen bei anderen Arthropodensensillen (RICHTER, 1962) verglichen werden. Derartige Räume kommen jedoch nicht sämtlichen Sensillen zu, so fehlen sie z.B. den Scolopidialorganen (SCHMIDT, 1969b). Sie sind aber vor allem bei den echten Haarsensillen, und auch bei Sinnesorganen, die von diesen abgeleitet sind (WEBER, 1954), wie den Campaniformen Organen der Insekten (SCHMIDT, 1969a) beschrieben worden; das gleiche gilt auch für die Spaltsinnesorgane der Spinnen (BARTH, 1971).

Über die Herkunft dieses Raumes gehen die Ansichten auseinander. RICHTER (1962, 1964) kennzeichnet ihn als Vakuole der trichogenen, bzw. tormogenen Zelle, obgleich sie sich nicht entscheiden kann, ob er intra- oder extrazellular sei. Andere Autoren nennen ihn extrazellulären Hohlraum, wobei allerdings die Frage nach der Entstehung offenbleibt. 1967 führen NICKLAUS, LUNDQUIST und WERSÄLL bei den Fadenhaaren der Schabencerci den Terminus "Rezeptorlymphraum" ein, sie gehen davon aus, daß der Raum durch den Rückzug der trichogenen Zelle entstanden sei. ALTNER, ERNST und KARUHIZE (1970) kennzeichnen den Raum bei der Sinnesborste von Sminthurus als äußeren Liquorraum.

Über die Bedeutung des Raumes für die Sensillen und über die Bildung und Aufgabe der fibrillären Auskleidung und mögliches Vorkommen bei anderen Sensillen soll erst bei der Besprechung der diesen Raum umstehenden Zellen eingegangen werden.

323 **Am Aufbau eines Trichobothriums beteiligte Zellen**

Allgemeine Vorbemerkungen:

Ein Sinneshaar besteht neben dem cuticularen Anteil des Haares und seinen Hilfsstrukturen aus einem Komplex von Zellen. Von diesem werden die reizaufnehmenden, bzw. -verarbeitenden Zellen als Sinneszellen bezeichnet. Außerdem gehören diesem Komplex noch mindestens drei Zellen an, die die Sinneszellen umgeben, und die deshalb auch Hüllzellen genannt werden. Sie haben zunächst, als das Sensillum entstand, die cuticularen Anteile gebildet.

3231 Sinneszellen:

Die zu einem Sensillum gehörenden Sinneszellen liegen meist entweder unmittelbar unterhalb des Haares oder etwas nach proximal versetzt. Es kommt aber auch vor, daß die Zellkörper der Sinneszellen sehr weit verschoben liegen.

Mir ist es während meiner Untersuchungen der Feinstruktur der Trichobothrien nicht gelungen, die Sinneszellkörper mit den Kernen zu finden. Ich glaube daher, daß auch bei den Trichobothrien der Spinnen die Sinneszellkörper von der Basis der Haare weit entfernt liegen.

Es ist daher richtiger, das Kapitel "Sinneszellen" in das Thema "Sinneszellfortsätze" abzuändern.

32311 Deshalb beginne ich mit der Beschreibung des Sinnesapparates des Trichobothriums der Tarsen und Metatarsen in dem proximalen Bereich, der ca. 5 µm vom Rezeptorlymphraum entfernt liegt.

Auf elektronenmikroskopischen Bildern von Querschnitten durch diese Region erkennt man vier nebeneinanderliegende Zellen, die von einer ganzen Anzahl anderer Zellen umgeben sind. Die vier Zellen sind derart angeordnet, daß sie den Richtungen dorsal und ventral, vorne und hinten zugeordnet werden können (Abb. 1 ,21).

In ihren Durchmessern sind sie verschieden. Die der Ventralseite zugeordnete Zelle zeigt den etwa 3-4fachen Durchmesser, wie jede der anderen, die annähernd gleich dick sind. Auch in der Ausstattung mit Zellbestandteilen sind Verschiedenheiten festzustellen. Die ventrale Zelle besitzt in dieser Region zahlreiche langgestreckte und verzweigte Mitochondrien, deren Cristae sehr

eng liegen und in einer elektronendichten Matrix eingebettet sind. Weiterhin fallen zahlreiche 0,5-2 µm große Cluster von freien Ribosomen auf (Abb. 22). Die drei anderen Zellen besitzen vereinzelt rundliche Mitochondrien, ein reiches, glattes, vesiculäres endoplasmatisches Reticulum (ER), sowie Mikrotubuli (Abb. 21, 26, 27b).

Bei den vier "Zellen" handelt es sich um die Ausschnitte der Sinneszellfortsätze. Auf Längsschnitten, die noch weiter nach proximal reichen, fällt folgendes Phänomen auf:

Der ventrale Sinneszellfortsatz verschmälert sich nach proximal zu "axonartig' und gewinnt auf diese Weise etwa denselben Durchmesser wie die drei anderen. In diesem Teil des Sinneszellfortsatzes treten vermehrt Mikrotubuli auf, die in Längsrichtung ziehen (Abb. 25).

Die vier Fortsätze werden in dem gesamten Bereich von einer Hüllzelle direkt umgeben. Diese wird wiederum von anderen Zellen umzogen (Abb. 1, 21).

Weiter nach distal zu weist der ventrale Fortsatz eine große Vakuole auf, die ihn beinahe ausfüllt (Abb. 21, 22b).

Ca. 1 µm proximal von der kanalartigen Einschnürung des RLR, die durch die Aussparung der fibrillären Auskleidung gebildet wird (s.o.), verändern sich die Sinneszellfortsätze.

Der ventrale Fortsatz verschmälert sich ziemlich stark unter Ausbildung einer ciliären Struktur. Zwischen ihr und den anderen Fortsätzen, die erst etwas weiter distal sich in Cilien umwandeln, breitet sich ein Hohlraum aus. Etwas weiter distal legt sich um die Cilie eine zunächst schmale fibrilläre Scheide (fH) herum (Abb. 26). In dieser Region wandeln sich auch die drei anderen Fortsätze um, indem sie sich nur unwesentlich verschmälern (Abb. 27b). Die Sinnescilien werden gleichfalls mit einer fibrillären Hülle umgeben. Durch Verbreiterung verschmelzen die Einzelhüllen schließlich miteinander, so daß die vier Sinnescilien zwar gegeneinander isoliert, aber doch gemeinsam umhüllt werden (Abb. 27a). In Stadien kurz nach der Häutung wird die fibrilläre Hülle noch von einer Hüllzelle, die wahrscheinlich mit der bereits erwähnten identisch ist, dicht umgeben (s. Kap. 3232). Diese passiert ebenfalls die kanalartige Verengung

der RLR-Auskleidung. Ob dadurch, daß sich diese Zelle in häutungsfernen Stadien bis in den Basalkörperbereich der Sinneszellen zurückzieht, eine Verbindung zwischen dem RLR und dem Raum entsteht, der sich proximal von der fibrillären Hülle befindet, ist nicht sicher, da es unklar ist, wie eng sich die fibrilläre Hülle und die RLR-Auskleidung aneinander anschließen.

In der fibrillären Scheide lassen sich die dendritischen Fortsätze noch immer den Richtungen dorsal und ventral, vorne und hinten zuordnen. Sie behalten diese Anordnung konstant bis zu ihrem Ende im Helm bei, so daß es berechtigt ist, sie als dorsalen und ventralen, vorderen und hinteren Fortsatz zu unterscheiden.

Jede Cilie nimmt ihren Ausgang von einer basalen Struktur, die im Bereich der Verschmälerung der Sinneszellfortsätze liegt.

Von dem Basalkörper geht offensichtlich keine Cilienwurzel nach proximal ab; auf Längsschnitten durch diesen Bereich erkennt man nur einen Basalkörper.

Dieser ist stark osmiophil und läßt sich gut kontrastieren. Auf Querschnitten erweist sich die basale Struktur als heterogen. Etwas proximal und in seiner Ausrichtung offenbar senkrecht zu dem distalen Basalkörper liegt ein zweiter. Es ist mir nicht bekannt, ob und wie die beiden Strukturen miteinander zusammenhängen.

Eine Rekonstruktion des distalen Basalkörpers kann nur anhand einzelner Querschnitte versucht werden. Sie könnte in Anlehnung an die Angaben von GIBBONS (1961) durchgeführt werden, da die auf den einzelnen Querschnitten gefundenen Strukturen den von diesem Autor beschriebenen Basalkörper motiler Cilien von den Muschelkiemen ähneln.

Oberhalb des distalen Basalkörpers haben die Cilien einen kreisrunden Querschnitt. Im Übergangsbereich Cilie-Basalkörper besitzen die peripheren neun Mikrotubuli je einen Arm, der bis zur Ciliemembran reicht (Abb. 27a, veD), proximal davon trennt sich dort von der Ciliemembran ein Paar Sekundärfibrillen ab, mit denen der Arm der 9 peripheren Tubuli kommuniziert. An dieser Stelle beult sich die Ciliemembran nach außen, so daß im Querschnitt ein leicht sternförmiges Aussehen entsteht (Abb. 27a, doD, hiD). Weiter proximal davon vergrößert sich der Abstand zwischen den peripheren Tubuli und der Ciliemembran. Die 9 Paar Sekundärfibrillen verdicken sich ebenfalls und sind über einen nach außen gebogenen Steg miteinander

verbunden.*1 Proximal davon wird eine elektronendichte basale Platte ausgebildet;*2 daran schließt ein ebenso elektronendichter inhomogen erscheinender Ring an, in dem 9x2 Tubuli zu erkennen sind. Von dem Ring ziehen 9 Fibrillen ab, die wahrscheinlich zur Dendritenmembran ziehen, ähnlich denen, die GIBBONS (1961) "transitional fibers" nennt. (Abb 27b) Noch weiter proximal liegt dann quer dazu der proximale Basalkörper.*3

Die aus dem distalen Basalkörper*4 entstehende Cilie besitzt jeweils für die vier Sinneszellfortsätze zunächst den gleichen Aufbau und den gleichen Durchmesser. 9 Mikrotubuli verlaufen peripher dicht unter der Cilienmembran. Die Mikrotubuli tragen je ein Paar Arme, die einen zweiten Mikrotubulus vortäuschen. (Abb.27a). Den Cilien fehlt das zentral gelegene Mikrotubuli-Paar, so daß sie nach folgender Formel beschrieben werden könnten: 9 (x2) + 0. Die Klammern sollen andeuten, daß ein 2. peripherer Tubulus nur angedeutet ist.

*1 (Abb. 27a, voD)
*2 (Abb 27b)
*3 (Abb. 26 hiD)
*4 (Abb. 23

43231 Diskussion über das Kapitel 3231 (Sinneszellen)

Die Sinneszellen zeichnen sich von den übrigen Zellen dadurch aus, daß sie Ausläufer bilden, von denen der eine in Richtung auf das Haar - der sog. distale oder dendritische Sinneszellenfortsatz - und der andere in Körperrichtung - der sog. proximale - der axonale Fortsatz - wächst.

Der distale Fortsatz durchstößt dabei die trichogene Zelle und wächst in ihr wie in einem Kanal auf das Haar zu (HENKE und RÖNSCH, 1951). Der proximale Fortsatz "sucht", indem er sich ständig verlängert, "Anschluß" an den nächsten sensorischen Nerven und erreicht mit diesem das zugehörige Ganglion (HENKE und RÖNSCH, 1951; WIGGLESWORTH, 1953, zit. bei HERAN, 1966).

Derartige Zellen werden primäre Sinneszellen oder Receptorneurone genannt.

Wenn von einem Sinnesorgan bisher nur die distalen Fortsätze der Sinneszellen gefunden wurden, ist damit nicht eindeutig geklärt, ob die Zahl der Sinneszellen derjenigen der Sinneszellfortsätze entspricht.

Bei Arthropoden sind bisher nur bipolare primäre Sinneszellen ermittelt worden (HERAN, 1966): Sinneszellen, die nur einen proximalen und einen distalen Fortsatz besitzen. Der distale Fortsatz kann allerdings statt einer auch zwei Sinnescilien tragen, wie bei TÖMÖSVÁRYschen Organen (HAUPT, 1971; TICHY, im Druck); bei Trichobothrien von Symphylen (HAUPT, 1970); oder er kann sogar drei Sinnescilien ausbilden wie in den Chordotonal-Organen der Thysanuren (KINZELBACH-SCHMIDT, 1968).

Primäre Sinneszellen mit 2 Dendriten, von denen jeder eine Cilie ausbildet, sind bei Arthropoden bisher nicht bekannt geworden, wohl aber bei anderen Tierstämmen. So hat STORCH (1972) derartige Sinneszellen bei Landturbellarien gefunden.

Für die Trichobothrien der Spinnen kann solange nicht genau gesagt werden, ob die Zahl der Sinneszellen derjenigen der Sinneszellfortsätze entspricht, bis die Sinneszellen selbst gefunden sind.

Gemäß dem Ort ihrer Bildung liegen die Sinneszellkörper (oder Kernbereiche der Sinneszellen) meistens in der Nähe des Haares, zu dem die Sinneszellen gehören.

Beim Flußkrebs wird für die Sinneszellkörper der Statocysten beschrieben, daß sie ca. 260-400 µm gegenüber den Sinneshaaren verschoben sind (SCHÖNE and STEINBRECHT, 1968); bei Mysidaceen liegen die Sinneszellkörper ca. 50-80 µm von den Haaren entfernt (BORCK, in Vorbereitung).

Bei Spinnen wird für die leierförmigen Organe ähnliches berichtet; hier ist der eigentliche Sinneszellkörper ca. 60 µm von der cuticularen Spalte entfernt, zu der der distale Fortsatz zieht (SALPETER and WALCOTT, 1960). Bei diesem Sinnesorgan ist der distale Fortsatz zunächst recht dünn, nach distal verbreitet er sich dann aber bulbusartig. Von diesem Bulbus nimmt die ungewandelte Cilie ihren Ausgang.

Für die tarsalen Spaltsinnesorgane gilt annähernd dasselbe (BARTH, 1970). Auch hier liegt der Zellkörper nicht direkt unterhalb der Spalte. Der distale Fortsatz weist hier ebenfalls eine Dreiteilung auf, in einen somanahen schmalen, in einen mittleren bulbusartig verdickten und in einen ciliären Abschnitt (BARTH, 1970).

Den Verlauf der Sinneszellfortsätze hat man sich bei den Trichobothrien der Spinnen entsprechend vorzustellen. Dieses konnte ich für den ventralen Dendriten zeigen. Die anderen drei Fortsätze machen aber wahrscheinlich eine ähnliche, möglicherweise aber nicht so eindeutige Verkleinerung ihres jeweiligen Durchmessers durch, da dieser von Anfang an wesentlich dünner ist (Abb. 25,d0).

Physiologische Aspekte:

Bei derartig langen, wie bei den Spinnen beschriebenen, Dendriten könnte man sich vorstellen, daß der Abstand zwischen dem Bereich, in dem das Generatorpotential entsteht - am receptorischen Fortsatz - und dem Bereich, in dem das Aktionspotential entsteht - am Axonhügel[1] - gewissermaßen verkürzt wird durch die Einschaltung eines "Pseudosoma-Bereiches", an dessen proximaler Einschnürung etwas Ähnliches wie ein Axonhügel entsteht.

32312 Das "Außenglied" - allgemeiner Aufbau

Umgeben von der fibrillären Scheide (fH) erreichen die vier dendritischen Fortsätze die Öffnung, die die fibrilläre Auskleidung (Sc) des Receptorlymphraumes frei gelassen hat (Abb.1,23a,24,28) und ziehen durch diese hindurch zu dem flüssigkeitserfüllten Raum (Abb.24.). Dabei legt sich die fibrilläre Auskleidung, die um die Öffnung besonders dick ist, sehr eng um die Dendriten (Abb.1,29).

Bei frisch gehäuteten Tieren befindet sich anstelle der fibrillären Scheide eine Hüllzelle (Abb.32), die auch die proximalen Sinneszellfortsätze umgibt (s.o.) und die vermutlich für die Bildung der fibrillären Scheide verantwortlich gemacht werden kann.

Bei häutungsfernen Tieren zieht sich die Hüllzelle bis in die Region der Basalkörper zurück (Abb.27a).

Die dendritischen Fortsätze rücken in der fibrillären Scheide etwas aneinander. Ihr Gesamtdurchmesser einschließlich der Hülle bleibt im Receptorlymphraum konstant (Abb.1,29)

1,5-2 µm unterhalb des Helmes endet die fibrilläre Scheide (Abb. 2 ,29).

32313 Im Receptorlymphraum

Bis etwa 3 µm unterhalb des Helmes zeigen die Cilien den gleichen Aufbau (Abb.30); danach kommt es zu einer unterschiedlichen Differenzierung der vier Cilien.

---

1) Unter Axonhügel versteht man die Übergangszone von dem Zellsoma zum Axon.

a) der ventrale Dendrit (veD)

Zunächst erweitert sich der ventrale Dendrit. Die 9 "Doppel"-tubuli bleiben an der Peripherie (Abb.31a), während zentral elektronendichte Granula auftauchen. Die Cilie weitet sich um das 8-9fache ihres Ausgangsdurchmessers. Die elektronendichten Granula erfüllen bis auf die 9 Tubuli, die nun weit auseinandergerückt sind, das gesamte Innere des Sinnesciliums (Abb.29 ,31a).

Da die Gesamtbreite der dendritischen Fortsätze einschließlich der fibrillären Scheide konstant bleibt (Abb.2,29), geht die Verdickung des ventralen Dendriten "auf Kosten" der Scheide. Diese hört dort auf, wo der ventrale Dendrit breiter wird, als die fibrilläre Scheide dick ist. Dieses ist etwa 1-1,5 µm (1,5-2 µm)[1] unterhalb des Helmes der Fall (Abb.29).

b) der vordere und hintere Dendrit (voD und hiD)

Dort, wo die fibrilläre Scheide aufhört, beginnt auch der vordere, bzw. hintere Dendrit (etwa auf gleicher Höhe) sich zu erweitern. Bei diesen dendritischen Fortsätzen vergrößert zunächst nur die Cilienmembran ihren Durchmesser, wobei die neun Mikrotubuli innen liegen bleiben (Abb.33a). Sie sitzen nun auf einer zentral von ihnen gelegenen ringförmigen Struktur. Zwischen ihnen und der Cilienmembran kommt es zur Bildung neuer Mikrotubuli (Abb.33). Die 9 Tubuli geben weiter distal aber ihre ringförmige Anordnung auf und sind danach von den anderen Tubuli nicht mehr zu unterscheiden (Abb.33 voD).

Diese beiden dendritischen Fortsätze erweitern sich etwa auf das 4-5fache ihres Ausgangsdurchmessers.

c) der dorsale Dendrit (doD)

Der dorsale Dendrit erweitert sich nicht und behält auch die 9 "Doppel"-Tubuli-Anordnung bei. Diese sitzen ebenfalls auf einem zentral gelegenen "Ring" (Abb.33).

---

1) Die Werte in der Klammer gelten für adulte Spinnen.

32314 **Das Aussehen der dendritischen Fortsätze direkt unterhalb des Helmes**

Diese Region umfaßt das Stück zwischen dem Aufhören der fibrillären Scheide und dem Unterrand des Helmes (Abb.29).

Innerhalb der fibrillären Scheide besitzen die dendritischen Fortsätze runde Querschnitte (Abb.27a, 31). Aufgrund der starken Erweiterung verändern sie dort, wo die fibrilläre Scheide endet, ihre Form. Sie liegen eng aneinander und erscheinen an den Berührungsflächen abgeplattet. Sie werden von der Flüssigkeit des Receptorlymphraumes direkt umgeben (Abb.33).

a) der ventrale Dendrit erreicht in diesem Bereich seine maximale Dicke (das 12-13fach seines Ausgangsdurchmessers) (Abb.33a). Nach distal treten Mikrotubuli an die Stelle der Granula (Abb.29 ,34 ,35b). Die Tubuli ziehen parallel nebeneinander in Längsrichtung der Dendriten (Abb.35b,36a). Sie bilden in ihrer Anordnung (im Querschnitt) ein nahezu regelmäßiges Muster; in diesem lassen sich 3 Achsen legen, die im Winkel von ca. 60° aufeinander stehen (Abb.37 ,38b).

Die Tubuli sind in einer elektronendichten Matrix eingebettet; untereinander sind die Mikrotubuli mit Armen verbunden (Abb.33a,37, 38b, Pfeil). Dabei besitzt ein Tubulus auf einem Querschnitt selten mehr als 2 Arme. Die Wand der Mikrotubuli und die Verbindungsarme sind aufgrund ihrer größeren Elektronendichte in der Matrix erkennbar (Abb.33a,38b).

An der Peripherie des Dendriten sind die Tubuli streng parallel zur Cilienmembran angeordnet. Sie sind mit der Membran durch Arme verbunden (Abb.33,37 Doppelpfeil).

Die elektronendichte Matrix reicht nur bis an die peripheren Tubuli heran, nie aber auch zwischen sie und die Membran (Abb.33, 37,38b)

Es hat den Anschein, als ob hier ein besonderer Apparat ausgebildet ist, ein elektronendichter Körper, der auf den Teilen der Cilienmembran, die den drei anderen Dendriten benachbart ist, "stelzenartig" aufsitzt (Abb.37). Der Teil dieses Apparates, dem kein Dendrit gegenüberliegt, bildet keine Arme zur Membran aus,

sondern hier sind die ebenfalls zur Membran parallel angeordneten peripheren Tubuli untereinander mit Armen verbunden (Abb.38b). Auch in diesem Bereich stößt die Matrix nicht bis an die Cilienmembran vor.

Die Besonderheit dieses Apparates besteht auch in seiner Lage, er erstreckt sich nämlich vom Bereich dicht unterhalb des Helmrandes bis in die Spitze des Helmes. Darauf gehe ich in der Diskussion noch genauer ein.

b) der vordere und hintere Dendrit besitzen annähernd das gleiche Aussehen. Sie sind spiegelbildlich an den beiden Seiten des ventralen Dendriten angebracht (Abb.33a,b). Die Mikrotubuli ziehen parallel in Längsrichtung der Dendriten.* Eine strenge Anordnung ist nicht erkennbar, und sie sind auch nicht in einer elektronendichten Matrix eingebettet (Abb.33a). Sie verbinden sich untereinander netzartig, d.h. von einem Tubulus können 3-4 Arme (auf einem Querschnitt) ausgehen. Die peripheren Tubuli sind an allen Seiten des Dendriten streng parallel zur Cilienmembran angeordnet und verbinden sich mit Armen mit dieser (Abb.33a, Doppelpfeil).

c) der dorsale Dendrit verändert sein Aussehen kaum (Abb.33).

32315 Das Aussehen der Dendriten im Helm

Im Helm ist das Erscheinungsbild der Dendriten nur wenig anders als unterhalb des Helmes.

Zunächst verändert sich aber etwas ihre Form aufgrund des annähernd kreisrunden (oder schwach elliptischen) Querschnittes des Helmes, der die Sinneszellfortsätze wie ein Rahmen umgibt. Die Teile der Cilienmembran, die der Helmwand anliegen, passen sich dieser Rundung an, ebenso werden die ebenen Berührungsflächen zwischen den einzelnen Fortsätzen etwas gebogen (Abb.37). Außerdem treten der vordere, sowie der hintere Dendrit mit dem dorsalen in Nachbarschaft.

Veränderungen weisen der vordere und hintere Dendrit auf. Bei diesen rücken die peripheren Tubuli, die dem ventralen Dendriten benachbart sind, aus ihrer strengen Anordnung parallel zur Membran heraus. Nur noch diejenigen Tubuli, die "zufällig" den "richtigen" Abstand zur Membran besitzen, verbinden sich mit einem Arm mit

*(Abb.35b)

dieser (Abb.37 , Doppelpfeil). Die anderen hängen netzartig mit den zentralgelegenen Tubuli zusammen (Abb.37,38 Pfeile). Die peripheren Tubuli, die der Helmwand benachbart sind, besitzen weiterhin einen konstant weiten Abstand zur Membran und einen Verbindungsarm zu ihr (Abb.37,38).

Der dorsale Dendrit besitzt auch weiterhin die 9 (x2) + 0 Anordnung der Tubuli, die etwas undeutlich aufgrund eines grobmaschigen Fasernetzes geworden sind. Es sieht so aus, als ob dieses die Tubuli teilweise untereinander und teilweise mit der Cilienmembran verbindet (Abb.37,38a).

Weiter distal engt die stufenförmig zum Lumen hin vorspringende Innenwand des Helmes den Platz für die dendritischen Fortsätze stark ein (Abb.35b,36a,b). In diesem Bereich enden der vordere und der hintere Dendrit (Abb.35b,36a,b). An den Endflächen legt sich die Cilienmembran hemidesmosomenartig der Helmwand zu (Spaltbreite ca. um) (Abb.36). Zum Inneren der Dendriten ziehen von diesen Stellen filamentartige Strukturen bis unmittelbar an die Tubuli heran (Abb.36 , Pfeil).

Der dorsale und der ventrale Dendrit reichen bis in die Spitze des Helmes. Der Durchmesser des ventralen Dendriten ist sehr verkleinert, entsprechend ist die Abnahme der Anzahl der Tubuli, die auch hier noch in einer elektronendichten Substanz liegen (Abb.35,39). Von dem Bereich der stufenförmigen Einengung des Helmlumens bis in die Spitze sitzen der Helminnenwand halbkugelförmige Oberflächenstrukturen an (wie bereits geschildert), mit deren Hilfe die Dendriten möglicherweise festgeklemmt sind (Abb.35a,36a,39). Die Membran der Dendriten legt sich um diese Strukturen der Wand herum, und es kommt auch hier zu hemidesmosomenartigen Verbindungen zwischen ihr und der Helmwand.

32316 Anastomosen

In dem Bereich, in dem die fibrilläre Hülle endet, kommt es (bei nicht näher bestimmten Zwischenhäutungsstadien) zu einer auffälligen Erscheinung: es treten Zellausläufer mit den Dendriten in Verbindung. Die Ausläufer stammen vermutlich von einer oder mehreren Hüllzellen ab (s. auch Kap. 32323 (Hüllzellen)).

Zunächst geht der ventrale Dendrit mit den Zellausläufern Anastomosen ein, indem er zu beiden Seiten des dorsalen Dendriten Membranvorstülpungen entwickelt, die mit den Ausläufern dann anastomosieren (Abb. 33b). Weiter distal gehen der vordere und hintere Dendrit derartige Verbindungen ein (Abb. 33a), der dorsale Dendrit zeigt dieses Verhalten nicht. Kurz unterhalb des Helmes trennen sich die Zellen wieder.

432312 Diskussion Sinneszellen, ciliärer Abschnitt

Cilien sind weitverbreitete Zellorganelle im Tier- und Pflanzenreich. Früher hat man die Bedeutung der Cilien allein als Bewegungsorganelle gesehen. Sie dienen vornehmlich kleinen Organismen, bzw. Zellen zur Fortbewegung. Bei größeren Tieren kommen die Cilien besonders in Epithelien vor, wo sie hauptsächlich Transportaufgaben haben (eine kurze Zusammenfassung der Bedeutung der Cilien bei den verschiedenen Tiergruppen, sowie ausführliche Beschreibungen des Baues und der Bewegungsweise und eine Literaturübersicht: bei FAWCETT, 1961).

Aufgrund neuerer Untersuchungen sind ciliäre Strukturen in Sinnesorganen gefunden worden. Es hat sich aber inzwischen herausgestellt, daß es nur wenige Sinnesorgane gibt, bei denen der reizaufnehmende Apparat nicht mit einer (wenn auch häufig stark modifizierten) Cilie assoziiert ist. Interessant ist dabei, daß auch Tiergruppen wie die Arthropoden, bei denen bisher keine Cilien in Epithelien gefunden wurden, Sinnesorgane besitzen, die Cilien haben (GRAY and PUMPHREY, 1958). Das gleiche galt bisher für Nematoden (ROGGAN, RASKI and JONES, 1966; weitere Untersuchungen sind zit. bei STORCH und RIEMANN, 1973). Allerdings sind inzwischen im Darmepithel Cilien mit einer 9x2 + 2-Struktur gefunden worden (ZMORAY and GUTTEKOVÁ, 1969).

Ich möchte von der großen Zahl der Sinnesorgane diejenigen besonders betrachten, die an der Körperoberfläche der Tiere, bzw. in den Wandungen von Hohlräumen stehen und mit ihren Cilien in das umgebende Medium ragen, und die durch Flüssigkeitsströme (das gilt vornehmlich für mechanisch reizbare Sinnesorgane) aus ihrer Ruhelage abgelenkt werden. Zu dieser hier als Gruppe 1 bezeichneten Sinnesorgane gehören die Seitenlinienorgane (GÖRNER, 1963; FLOCK, 1965; FLOCK and DUVALL, 1965), die Gleichgewichtsorgane (WERSÄLL, FLOCK and LUNDQUIST, 1965) sowie als Sonderfall das CORTIsche Organ (WERSÄLL, FLOCK and LUNDQUIST, 1965), bei dem von den Cilien nur die Basalkörper übriggeblieben sind und Stereocilien die entsprechenden Äquivalente bilden.

Der 1. Gruppe möchte ich diejenigen Sinnesorgane gegenüberstellen und als Gruppe 2 bezeichnen, bei denen die Cilien nicht frei in flüssigkeitserfüllte Räume hineinragen, und die nicht durch bewegte Medien abgelenkt werden. In diese Gruppe gehören u.a. die Sensillen der Arthropoden.

Die Cilien der Gruppe 1 sind den motilen Cilien am ähnlichsten (FLOCK, 1965; FLOCK and DUVALL, 1965; GIBBONS, 1961).

THURM (1968a,b) konnte für motile Cilien auf den Kiemen von Mytilus eine Empfindlichkeit für mechanische Ablenkungen feststellen. Seine Ergebnisse sind mit denen sehr ähnlich, die an den Sinnesorganen der Gruppe 1 gemacht wurden. So konnte er ebenso eindeutige Richtcharakteristiken feststellen, wie sie für die sog. Haarzellen der Seitenlinien- und die stato-acustischen Organe gemessen wurden (WERSÄLL et.al., 1965; FLOCK, 1965). THURM vermutete daher, daß der Basalkörper der entsprechenden Cilien das Strukturelement sei, das für eine Umwandlung des mechanischen Reizes in einen physiologischen Prozeß infrage kommt. Bei dem Basalkörper handelt es sich um eine polare Struktur, wie sie nach Meinung des Autors notwendig ist, um die festgestellte Richtcharakteristik erklären zu können.

Der Basalkörper verfügt über einen Basalfuß, der sich auf der Seite befindet, wo das Tubulipaar 5 und 6 (Nomenklatur nach GIBBONS (1961)) liegt. "Nicht der Bewegungen ausführende Mechanismus des Cilienschaftes, sondern jener die Bewegungen steuernde Mechanismus der Basalkörper wäre demnach der Ort der motorisch-sensorischen Doppelrolle" (THURM, 1968a). THURM glaubt weiterhin, daß eine derartige Doppelaufgabe motiler Cilien als "Grundlage der Spezialisierung einer Zelle zu sensorischer Funktion" dienen könnte.

Für die motilen Cilien und für die (abgesehen von der Cupula und ähnlichen Strukturen) "freibeweglichen" Cilien der stato-acustischen Organe liegen die Orte für die Aufnahme des mechanischen Reizes und seine Umwandlung dicht beieinander an der Ciliarstruktur. Diese Prozesse sind bei den Ciliarstrukturen der Sinnesorgane der 2. Gruppe räumlich weiter voneinander getrennt.

Durch die Verlagerung der Cilien ins Innere von Geweben wird eine Umgestaltung (der Sinnesorgane) unumgänglich. Wenn auch durch die Schaffung von extrazellulären (vom Außenmedium abgeschlossenen) Hohlräumen ähnliche Bedingungen (THURM, 1970) wie für die Sinnesorgane der Gruppe 1 entstehen, sind Strukturen notwendig geworden, die den jeweiligen Reiz an die Cilie heranbringen. Die Cilie wird durch zusätzliche Hilfsstrukturen, auf die der Reiz wirkt, verändert. Die außerciliären Hilfsstrukturen des Sinnesorganes, zu denen bei den Arthropoden die cuticularen Einrichtungen, wie z.B. das Haar oder von ihm abgeleitete Strukturen, sowie die das modifizierte Cilium einhüllende Zellen gehören, bilden mit den Hilfsstrukturen der Cilie eine funktionelle Einheit.

Durch die strukturellen Veränderungen wird die Cilie in mehrere Abschnitte eingeteilt. Häufig sind die Modifizierungen derart ausgeprägt, daß sie die eigentliche Ciliarstruktur fast vollständig verdrängen.

Ciliarstrukturen kommen bei Arthropoden beinahe in allen Sinnesorganen vor. Neuerdings sind selbst in Lichtreceptoren Ciliarstrukturen gefunden worden:

HOME (1972) [1]; WACHMANN (pers. Mitt.) [1].

Ich möchte mich im weiteren auf Mechanoreceptoren bei Arthropoden beschränken.

Im Trichobothrium von Spinnen verjüngen sich die vier distalen Sinneszellfortsätze unter Ausbildung je einer Cilie. Im Querschnitt zeigen die Cilien das "normale" Aussehen von Sinnescilien, sie besitzen 9 periphere Mikrotubuli, die je 2 Arme tragen, die jeweils einen 2. Tubulus vortäuschen.

Die bei verschiedenen Sinnesorganen der Zecke Amblyomma vorkommenden aberranten Cilien, die nach der Formel 11x2+0 geschrieben werden müssen (FOELIX and AXTELL, 1971; 1972; FOELIX and CHU-WANG, 1972) habe ich bei Tegenaria nicht beobachten können.

Die Cilien nehmen ihren Ausgang von einem distalen Basalkörper, auf dem ein zweiter, weiter proximal liegender senkrecht steht. Ob beide Körper miteinander verbunden sind, kann ich nicht angeben. Cilienwurzeln, bzw. Wurzelfibrillen habe ich gleichfalls nicht gefunden. Ähnlich sieht es für die Basalkörper in den Spaltsinnesorganen von Cupiennius aus (BARTH, 1971). Der distale Basalkörper hat große Ähnlichkeit mit den Basalkörpern von motilen Cilien (GIBBONS, 1961) oder mit den Sinnescilien der Seitenlinienorgane (FLOCK and DUVALL, 1965a), allerdings tritt ein basaler Fuß wahrscheinlich nicht auf.

---

1) Bei den Lichtreceptoren hat man zwei Typen zu unterscheiden: 1. den ciliären Typ, bei dem die Ausbildung der Membranstrukturen, die das Sehpigment enthalten, primär abhängig ist von der Anwesenheit der Cilie. Zu diesem Typ gehören u.a. die Augen der Wirbeltiere. 2. den nicht-ciliären Typ oder Rhabdomeren-Typ, bei dem die Membranstruktur nicht mit einer Cilie gekoppelt ist. Hierher hat man früher u.a. auch die Augen der Arthropoden gezählt (EAKIN, 1965; EAKIN, 1968, zit. bei HOME, 1972). Die in den Augen der Coccinelliden und anderer Insekten, wie Carabiden (HOME, 1972) und Orthopteren (WACHMANN, pers. Mitteilung) gefundenen Centriolen besitzen Wurzelfilamente und quergestreifte Wurzeln und müssen deshalb als Ciliarstrukturen interpretiert werden.

432313

Die zunächst gleich aussehenden Cilien nehmen nach distal zu unterschiedliche Form und Gestalt an. Ob und wie damit auch unterschiedliche Reizmodalitäten verbunden sind, kann ich nicht entscheiden.

Der dorsale Dendrit weist bis zu seinem Ende im Spitzenbereich des Helmes nur geringe Differenzierungen auf. Er behält seine Cilienstruktur weitgehend bei, wie das auch für den receptorischen Fortsatz der Scolopidien bei Locusta (GRAY and PUMPHREY, 1958; GRAY, 1960) und für die Chordotonalorgane bei Thysanuren (KINZELBACH-SCHMIDT, 1968) beschrieben wird. Bei den mononematischen Scolopidien von Chrysopa (SCHMIDT, 1969b) treten bei den beiden ciliären Abschnitten nur geringfügige Differenzierungen in Form von leichten Erweiterungen auf. An dem distalen Ende weisen sie ein sog. Endbläschen auf.

Der ventrale Dendrit beim Trichobothrium von Tegenaria weist starke Veränderungen bis zum Ende im Spitzenbereich des Helmes auf.

Zunächst kommt es zu einer starken Erweiterung, wobei aber die kreisförmige Anordnung der Mikrotubuli erhalten bleibt, die Tubuli rücken allerdings auseinander. Zentral von ihnen bilden sich elektronendichte Granula aus, deren Herkunft und Bedeutung unbekannt ist.

Einen ähnlichen Körper beschreiben auch UGA und KUWABARA (1967) in den campaniformen Organen auf den Halteren der Fleischfliege, sie nennen ihn "connecting body" (Verbindungskörper), weil er eine Verbindung zwischen dem Basalkörper und einem Abschnitt herstellt, der noch stärker aufgeweitet ist als der Verbindungskörper und einige hundert parallel angeordnete Mikrotubuli enthält. Sie interpretieren den Körper als Hilfsstruktur für mechanische Beanspruchung wie Streckung und dergleichen. Der Verbindungskörper liegt,

wie das auch SMITH (1969) für campaniforme Organe auf Halteren von Drosophila beschreibt, dicht über dem Basalkörper, ohne daß es zur Ausbildung einer typischen Sinnescilie (mit kleinem Querschnitt) kommt. Auch bei Drosophila liegt ein granulärer Körper vor, bei dem die neun Mikrotubuli peripher angeordnet sind.

Ähnlich sieht es im Auge von Chaetognathen aus (EAKIN and WESTFALL, 1964). Dort liegt ein als "conical body" bezeichneter Verbindungskörper ebenfalls dicht über dem Basalkörper, vom dem 9 Doppeltubuli ausgehen und peripher im "conical body" nach distal ziehen. In diesem Körper sind von kleinen proximal liegenden (im Stadium der Entwicklung und Regeneration) bis großen distal liegenden Granula kontinuierliche Übergänge vorhanden. Mit den großen Körnern anastomosieren Mikrotubuli, bzw. sollen von ihnen ihren Ausgang nehmen.

Wie bei dem ventralen Dendriten, kommt es auch bei den vorderen und hinteren Dendriten bei den Trichobothrien zu einer Vervielfältigung der Mikrotubuli. Die Meinungen darüber, wie Mikrotubuli sich vervielfältigen, gehen seit langem auseinander. SLIFER und SEKHON (1964, 1969) glauben, daß sich die Mikrotubuli durch Verzweigung vervielfältigen. Derartige Bilder sich verzweigender Mikrotubuli könnten aber auf "optischen Artefacten" beruhen: ein zweiter Mikrotubulus könnte unmittelbar unter einem anderen liegen und mit diesem einen gewissen Winkel bilden. Im Schnitt könnte das ein Bild einer Verzweigung vortäuschen. STUART und SATIR (1968) vermuten, daß neue Mikrotubuli aus einer elektronendichten zentralgelegenen Matrix entstehen können.

Für die Trichobothrien möchte ich eine ähnliche Möglichkeit der Neubildung von Tubuli diskutieren. Es ist bekannt, daß Mikrotubuli in Zellen aus Untereinheiten, die im Cytoplasma vorhanden sind, sehr rasch ab- und wieder aufgebaut werden können. Dieses beschreiben TILNEY und PORTER (1967) für Kälte- und Wärmebehandlung bei Heliozoen-Axonemen, die aus dichtgepackten, hochgradig geordneten Mikrotubuli-Bündeln bestehen (s. auch TILNEY, 1971).

Ein ähnlich schneller Ab- und Wiederaufbau gilt auch für den Mitose-Spindel-Apparat (ROTH, 1967) und für Neurotubuli (RODRIGUEZ-ECHANDIA, 1968).

Aus diesen Beispielen geht hervor, daß Mikrotubuli in der Zelle laufend verändert werden können und wahrscheinlich auch unter natürlichen Bedingungen ständig auf- und wieder abgebaut werden.

Es ist denkbar, daß sich diese Erfahrungen auch auf die distalen Sinneszellausläufer der Trichobothrien übertragen lassen. Wie ich bereits erwähnt habe, anastomosieren im Receptorlymphraum Zellausläufer mit den einzelnen receptorischen Fortsätzen (Abb. 33, 53b). Ich vermute, daß diese Zellausläufer das "nötige" Material für die Bildung der Mikrotubuli liefern.

Die Ciliarabschnitte selbst sind wahrscheinlich zum Transport von Zellbestandteilen nicht geeignet. Es lassen sich in ihnen keine Golgiapparate, endoplasmatisches Reticulum, Vesikel oder ähnliches feststellen. CHEVALIER (1969) beschreibt aber in dem erweiterten distalen Bereich der dendritischen Fortsätze im campaniformen Organ von Drosophila vesikelartige Strukturen, ohne sie zu deuten.

432314-5

Beim ventralen Dendriten treten dort, wo die elektronendichten Granula aufhören, die in ihrer Gesamtheit einen konischen Körper bilden (Abb. 29) zahlreiche parallel verlaufende Mikrotubuli auf; sie liegen bis zu ihrem Ende im Spitzenbereich des Helmes in einer elektronendichten Matrix eingebettet (Abb. 36a). Untereinander sind die Tubuli teilweise durch Arme verknüpft. Die peripher liegenden Tubuli sind mit der Cilienmembran durch einheitlich lange, armförmige Brücken verbunden. Die elektronendichte Matrix reicht nicht bis direkt an die Cilienmembran heran, sondern nur an die peripheren Mikrotubuli.

Ein derartiger Körper, der aus parallel verlaufenden Mikrotubuli-Bündeln besteht, die in eine elektronendichte Matrix eingebettet sind, wird Tubularkörper (Tb) genannt (THURM, 1964). THURM (1964) hat als erster Tubularkörper bei der Honigbiene in den Haarplatten-sensillen und in campaniformen Organen, die als Stellungsreceptoren tätig sind, beschrieben. Später sind ähnliche Körper bei Arthropoden auch in anderen Sensillen gefunden worden, von denen aufgrund von elektrophysiologischen Untersuchungen bekannt war, daß es sich um Mechanoreceptoren handelte (NICKLAUS, 1965, 1967, 1969; NICKLAUS, LUNDQUIST und WERNALL, 1967, 1968a, b).

Auch bei campaniformen Organen anderer Insekten kommen derartige Tubularkörper vor (UGA and KUWABARA, 1967; SCHMIDT, 1969a). Man nimmt heute meist an, daß ein Sensillum ein Mechanoreceptor ist, wenn es einen Tubularkörper besitzt. Das Gegenteil ist nicht zwingend, wie zahlreiche Beispiele beweisen (s.o.).

Tubularkörper sind auch in mechanisch sensitiven Receptoren von Sensillen gefunden worden, die auch andere Sorten von Receptoren enthalten (HANSEN und HEUMANN, 1971; CHU and AXTELL, 1971; CHU-WANG and AXTELL, 1972).

In einem receptorischen Fortsatz liegt meist in dem Bereich, in dem der mechanische Reiz mit Hilfe von cuticularen Hilfsstrukturen des Haares oder seiner abgewandelten Strukturen direkt übertragen wird, der Tubularkörper. Dabei soll der adäquate Reiz immer zu einer Verformung führen, die auf den Tubularkörper einwirkt: beispielsweise können cuticulare Zapfen in den receptorischen Fortsatz drücken, oder dieser wird durch die cuticulare Scheide verformt (THURM, 1964, 1965).

Beim tarsalen bzw. metatarsalen Trichobothrium bei Tegenaria besitzt der ventrale Dendrit einen derartigen Tubularkörper, der auch an entsprechender Stelle liegt. Er beginnt unterhalb des Helmes und endet in dessen Spitze. Wenn es zu einer Ablenkung des Haares beinspitzenwärts kommt, wird der Helm bei einem an der Gelenkmembran gelegenen Drehpunkt zur anderen Seite (also körperwärts) abgelenkt.

Der Unterrand des Helmes wird dabei in den ventralen Dendriten bzw. in dessen Tubularkörper gedrückt, wodurch es zu einer Verformung dieses Körpers kommen kann. Bei einer Ablenkung des Haares exakt zur Beinspitze hin, wird es zu einer Reizung nur des ventralen Dendriten kommen, da dieser die gesamte ventrale Seite einnimmt (Abb. 37).

THURM (1965) gibt eine Verringerung des Durchmessers des Tubularkörpers von ca. 0,1 um (= 15% des Durchmessers des Körpers) bei vollständiger Ablenkung des Haarschaftes an, bei Ablenkungen des Haares, die gerade über der Reizschwelle liegen, die Verringerung des Durchmessers in der Größenordnung von ca. 30 Å (= 0,5%).

Beim Trichobothrium von Tegenaria ist es wahrscheinlich nicht möglich, eine Verringerung des Tubularkörper-Durchmessers anzugeben, weil mehrere wichtige Parameter nicht bekannt sind. Bei einer maximalen Auslenkung des Haares z.B. beinspitzenwärts wird der Helm nach der entgegengesetzten Seite, also körperwärts, um einen Betrag von etwa 100-120 % des Gesamtquerschnittes der Dendriten verschoben. Wenn die Dendriten liegen blieben, d.h. die Bewegungen bei der Ablenkung nicht mitmachten, ergäben sich durch den Unterrand des Helmes Eindellungen des Tubularkörpers, die einer Einknickung der Dendriten gleichkämen. Man muß wohl davon ausgehen, daß die Dendriten sich der Bewegung anpassen, welcher Betrag dabei aber erreicht wird, ist kaum abzuschätzen.

Bei Ablenkungen des Haares, die genau in Richtung zur Beinspitze hin liegen, bzw. um ca. 15° nach vorne oder hinten abweichen, kommt es wahrscheinlich zu Reizungen des ventralen Dendriten, da dieser (vgl. Abb. 37) fast an der gesamten Ventralseite der Helmwand anliegt. Entsprechend kommt es bei Ablenkungen des Haares genau nach vorne, bzw. nach hinten (d.h. senkrecht zur Beinlängsachse, nach der einen oder anderen Seite) zu Reizungen des ventralen und des vorderen, bzw. des ventralen und des hinteren Dendriten.

Wenn das Haar etwas schräg zum Körper hin nach vorne, bzw. hinten abgelenkt wird, kommt es zur Reizung nur des vorderen, bzw. hinteren Dendriten (Abb. 37, 38a, b).

Der ventrale Dendrit besitzt einen typischen Tubularkörper. Der vordere, bzw. hintere Dendrit besitzen aber dem Tubularkörper vergleichbares. Bei diesen Dendriten liegen eine große Vielzahl von Mikrotubuli parallel nebeneinander, diese sind aber nicht in eine elektronendichte Substanz eingebettet. Die zentralliegenden Tubuli sind untereinander netzartig mit Hilfe von Armen verbunden, wobei ein Mikrotubulus in einem Querschnitt mehr als zwei Arme besitzt. Auf diese Weise entsteht m.E. ein dem Tubularkörper entsprechender Körper. Hinzu kommt, daß die peripheren Mikrotubuli sich wie bei ventralen Dendriten stelzenartig von der Cilienmembran abstützen, bzw. mit dieser verbunden sind.

Der dorsale Dendrit fällt bei der Betrachtung der Ausbildung von Tubularkörpern heraus. Er weist keinerlei Veränderung, keine Aufweitung und dgl. auf. (An ihn treten auch keine Zellausläufer heran, vgl. Kapitel 32316).

Gemeinsamkeiten mit den anderen Dendriten liegen darin, daß er im proximalen Bereich den gleichen Aufbau besitzt wie die anderen Dendriten.

Der dorsale Dendrit besitzt wie die anderen zwei aufeinander senkrecht stehende Basalkörper. Diese Anordnung der Basalkörper ist bei Arthropodensensillen außer bei Spinnen (BARTH, 1969) m.W. noch nicht beschrieben worden. Auch die Ausbildung der Cilienstruktur - 9 periphere Mikrotubuli besitzen je 2 Arme - kommt bei den vier Dendriten gleichermaßen vor. Diese Befunde stehen aber im Gegensatz zu den meisten Sensillen, bei denen 9 Doppeltubuli beschrieben werden, die keinerlei Arme tragen, bzw. zu den amphinematischen Scolopidien bei der Florfliege Chrysopa, bei denen in den Ciliarstrukturen die 9 Doppeltubuli je 2 zusätzliche Arme tragen (SCHMIDT, 1969b). Ähnliches beschreiben auch CORBIÈRE-TICHANÉ (1971) bei dem Käfer Speophyes, sowie CHU-WANG und AXTELL (1972a) bei der Stubenfliege Musca.

Die Konfiguration, wie sie bei Tegenaria in den Cilien vorliegt, erinnert stark an motile Cilien. Hinzu kommt, daß der distale Basalkörper den "transitional fibers" (GIBBONS, 1961)-ähnliche Strukturen

besitzt, die eine Verbindung des Basalkörpers bzw. der Cilienstruktur zur Dendritenmembran schaffen (vgl. auch GAFFAL und HANSEN, 1972).

Wo und wie beim dorsalen Dendriten eine Reiz-Erreguns-Umwandlung stattfinden kann, ist nicht ohne Weiteres zu sehen.

Epidermiszellen und Hüllzellen

3232 **Allgemein**

Neben den Sinneszellen gibt es weitere hochspezialisierte Zellen im Bereich eines Sinneshaares. Diese Zellen bilden die cuticularen Hilfsstrukturen des Sensillums und trennen bzw. isolieren den Sinnesapparat von dem Außenmedium, bzw. von anderen benachbarten Sinnesorganen. Die Zellen wachsen ziemlich in die Länge und umhüllen die Sinneszellfortsätze in ihrem distalen Bereich mehr oder weniger vollständig. Im proximalen Bereich der Sinneszellen werden sie nicht selten von Nervenhüllzellen, die nicht eigentlich etwas mit dem Sensillum zu tun haben, "abgelöst". Die Epithelzellen selbst verbleiben meist unter der Cuticula.

Durch die Größe des Trichobothrien-Bechers, der nicht nur von einer Zelle umstanden wird, und der Ausbildung eines mächtigen nach unten hin abgeschlossenen Raumes, der zusätzlich von einer cuticula-artigen, bzw. "surface coat"-ähnlichen Auskleidung umgeben ist, bietet das Bild eines Trichobothriums eine verblüffende Vielfalt an Zellen.

Neben den eigentlichen Sinneszellen sind etwa fünf verschiedene Zellsorten am Aufbau eines Trichobothriums beteiligt.

32321 1. die Zellen, die das Trichobothrium an der Peripherie umstehen und gegen andere Sensillen räumlich (möglicherweise auch funktionell) abgrenzen. Sie haben unmittelbar nichts mit dem Sinnesorgan zu tun. Sie sind ganz normale Epidermiszellen, die die Beincuticula in der Nähe des Trichobothriums abscheiden (Abb. 8).

2. die Zellen, die die außenliegenden Teile der Trichobothrien-Cuticula bilden und demnach in unmittelbarer Nähe des Trichobothriums sich befinden. Hierher gehören auch die Zellen, die unter den distalen Bereichen des Bechers und der Mulde liegen. Sie sind große, cuticulabildende Epidermiszellen, mit Kernen von beträchtlichen Ausmaßen (Abb. 8, 9).

32322 3. die Zellen, die im fertig ausgebildeten Trichobothrium den distalen Bereich des Receptorlymphraumes (RLR) umstehen und

wahrscheinlich an der Abscheidung der Flüssigkeit im RLR und vermutlich auch der fibrillären Auskleidung dieses Raumes beteiligt sind. Sie sind in der Längsachse des Beines gestreckt, ihre Kerne liegen proximal vom RLR. (Abb. 8, 9).

32323 zu der 4. Gruppe gehören mindestens sieben Zellen, die sich wegen ihrer Lage, ihrer Ausstattung mit Zellbestandteilen und ihrer Größe voneinander unterscheiden. Allen gemeinsam aber ist, daß sie den Sinnesapparat umhüllen. Abgesehen von den Sinneszellen stellen sie die am weitesten differenzierten Epidermiszellen im Bereich eines Trichobothriums dar.

Drei von den sieben Zellen, die ich auf den Abbildungen mit den Nummern 4, 5a und 5b bezeichnet habe, umfassen den Receptorlymphraum im dorso-distalen Bereich halb. Während die Zellen 5a, 5b an der Dorsalseite liegen bleiben - der Kern der Zelle 5a liegt direkt seitlich vom RLR, der Kern der Zelle 5b dagegen proximal vom RLR über den Sinneszellfortsätzen*1 - zieht sich die 4. Zelle (in etwa derselben Höhe wie der Kernbereich der Zelle 5b) nach ventral (Abb. 40), wo ihr Kern liegt.

Beim fertig ausgebildeten Trichobothrium besitzen diese drei Zellen Fortsätze, die in die cuticulare Auffaltung des Bechers reichen. Die Ausläufer der Zelle 5b lassen sich bis in die feinen Kanäle der Becherinnenwand verfolgen*2; diejenigen der Zellen 5a und 4 enden offenbar in der noch recht breiten ringförmigen Falte am Unterrande des Zylinders (Abb. 1).

Die Zelle 5a scheint bei der Bildung des Trichobothrien-Bechers nur eine untergeordnete Rolle zu spielen. Sie gehört wohl eher in die 2. Gruppe der Zellen (die an der Peripherie des Trichobothriums liegen. Sie wird aber erst hier genannt, weil sie ebenfalls Ausläufer in den Bereich des Bechers aussendet).

Die Tatsache, daß diese Zellen Ausläufer in dem Becher aufweisen, spricht dafür, daß sie den Becher wenigstens in seinem proximalen Bereich gebildet haben. Aufgrund ihrer Lage scheinen

*1 (Abb. 8, 21b, 23b, 24, 25)

*2 (Abb. 1, 3e, 12, 19b)

sie aber unterschiedliche Teile des Bechers zu erzeugen.

Die Zelle 5b ist von allen anderen Hüllzellen leicht daran zu unterscheiden, daß sie distal - also im RLR-Bereich - weitgehend erfüllt ist mit bündelweise angeordneten Mikrotubuli, die hier streng in der Längsrichtung der Zelle verlaufen.*1 Weiter proximal nehmen die Tubuli auch andere Richtungen in der Zelle an (Abb. 30b, 40).

Die Mikrotubuli sind untereinander durch paarweise vorhandene Arme verbunden; derartige Arme besitzen auch einzelne Mikrotubuli. Sie sind auch auf Längsschnitten durch die Tubuli zu erkennen (Abb. 41).

Der proximale Bereich der Zelle ist nahezu erfüllt mit Mitochondrien, zwischen denen sich die Tubuli-Bündel befinden (Abb. 21).

Die 5b Zelle liegt direkt unter der Bechercuticula. Ihre Zellmembran weist Mikrovilli auf, deren Spitzenbereiche elektronendicht sind.*2 In der Zelle zerstreut liegen "coated vesicles", Vesikel mit elektronendichtem Inhalt (wohl Cuticularsubstanz für die Cuticulabildung), multivesikuläre Körper sowie kleine leere Vakuolen (Abb. 31b, 28, 41).

Vornehmlich im proximalen Bereich geht die Zelle mit der ventral von ihr gelegenen Zelle zahlreiche Verzahnungen ein, die sich wieder verzahnen können (Verzahnungen 2. Grades) (Abb. 22b, 21).

Den Bereich, in dem die fibrilläre Auskleidung des RLR sich proximal verdickt, umhüllt eine weitere, mit 3 bezeichnete, Zelle, die gleichfalls an den RLR grenzt und möglicherweise ebenso an seiner Bildung beteiligt ist (Abb. 22 - 25, 30, 31, 40).

Sie hat aber vielleicht auch eine ganz andere Aufgabe, nämlich die, den Kanälen und damit den Sinneszellfortsätzen einen sicheren Halt im proximalen Bereich des RLR bzw. des Kanals zu geben, indem sie sich mit Hilfe von hemidesmosomenartigen Strukturen an der fibrillären Auskleidung des Kanales anheftet. Die Kernregion dieser Zelle ist mir nicht bekannt (Abb. 27a, 28, 30, 31, 40, 41).

*1 (Abb. quer: 1, 21, 28, 30, 31; Längs: 22-24)
*2 (Abb. 1, 30, 31)

Im ventralen Bereich des RLR befinden sich im fertig ausgebildeten Trichobothrium zwei Zellen: die eine mit 2 bezeichnete Zelle liegt genau ventral und reicht weit nach distal (Abb. 8), die andere, 2a genannte Zelle, umgibt diese sowohl an den Seiten als auch zum Beininneren hin (Abb. 21, 26a, 31a, 40).

Die beiden Zellen gleichen sich sehr. Sie weisen im Bereich des RLR große Mikrovilli auf, deren Spitzenbereiche elektronendichte Strukturen enthalten (Abb. 1, 23a, 24, 31, 42), und die bis zu der fibrillären Auskleidung reichen, an deren Bildung sie beteiligt sind (Abb. 31). Man erkennt nämlich feine Fibrillen, die von den Mikrovilli zu der Auskleidung hinziehen. Die Mikrovilli sind im distalen Bereich der Zelle einheitlicher, proximal jedoch, etwa auf der Höhe der kanalartigen Verschmälerung des RLR, buchten sich die Zellen ventralwärts ein, und die Mikrovilli werden länger und unregelmäßiger (Abb. 28, 30, 40); es entsteht ein von beiden Zellen gemeinsam gebildeter Raum mit uneinheitlicher Begrenzung(Abb. 28). Er wird weiter distal von dem RLR durch dessen fibrilläre Auskleidung (Abb. 1, 31), weiter proximal aber zusätzlich durch Mikrovilli der Zellen 2 und 2a und durch lappenartige breite Zellausläufer getrennt (Abb.40), die entweder ebenfalls zu diesen Zellen gehören, oder aber zu solchen, deren Kernbereiche weiter proximal liegen.

Die beiden Zellen sind fast vollständig mit vesikulärem rauhem endoplasmatischem Retikulum (RER) erfüllt (Abb. 40), das sich apikal in Form von dünnen Schläuchen, bzw. Vesikelschnüren in die Mikrovilli erstreckt (Abb. 31a,b). Außerdem sind zahlreiche "coated vesicles", Golgiapparate und Vesikel mit elektronendichtem Material, sowie Mitochondrien vorhanden (Abb. 31, 40).

Die Sinneszellfortsätze werden in ihrem Basalkörperbereich direkt von einer Zelle, die mit 1 bezeichnet wird, umgeben (Abb. 22-25, 27, 29, 30, 40): die Zelle 1 zieht in frühen Zwischenhäutungsstadien zusammen mit den Sinneszellfortsätzen in den RLR und umgibt die Dendriten direkt (Abb. 31,32). In späteren Stadien zieht sich der Ausläufer zurück, nachdem er vermutlich die fibrilläre Scheide gebildet hat.

32324 Die 5. Gruppe von Zellen, die neben den Sinneszellen am Aufbau eines Trichobothriums beteiligt ist, wird von einer Drüsenzelle samt ihren Kanalzellen dargestellt.

Die Drüsenzelle liegt 10-15 µm proximal vom RLR (Abb. 44, 45). Von ihr aus geht ein Drüsenkanal, der seitlich am RLR in vielfachen Windungen (Abb. 44, Pfeile) vorbeiführt und im distalen Teil des Trichobothrien-Bechers in diesen ausmündet (Abb. 46a). Welcher Art das Sekret ist und welche Aufgabe es hat, ist mir nicht bekannt. Es ist aber denkbar, daß sich das Sekret im Becher ausbreitet und somit Schutzfunktionen verschiedener Art übernimmt, wie das auch von Sekreten anderer Epitheldrüsen beschrieben wird (WEBER, 1954).

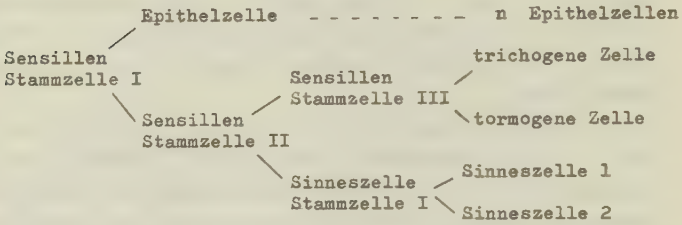
Der Drüsenkanal besitzt, wie das bei Arthropoden üblich ist, eine cuticula-artige Intima (Abb. 46b). Er beginnt an der Drüsenzelle wahrscheinlich mit einem Köpfchen und einer Endblase, in der das Sekret zunächst gesammelt ehe es abgegeben wird, wie das STEIN (1967, 1969) für die Duftdrüsen von Wanzen beschreibt (weitere Literatur, s. bei STEIN, 1969). Bei der Häutung wird das gesamte Kanalsystem mit abgestoßen. Auf Abbildungen von der Unterseite der Trichobothrien ist der Kanal regelmäßig zu sehen (Abb. 17, 18b).

Die Drüsenzelle selbst ist ähnlich gebaut, wie das für eine Zelle bei den zusammengesetzten Drüsen von Wanzen beschrieben wird (STEIN, 1969). Starke Membraneinstülpungen in Form von Mikrovilli (Abb. 45) umstehen einen als "Hof" (WEBER, 1954) beschriebenen Raum, von dem der Drüsenkanal, der von den Drüsenkanalzellen gebildet wird (Abb. 46b), ausgeht.

43232 Diskussion über das Kapitel 3232 (Epidermiszellen, ihre Bildungen und der Receptorlymphraum)

Über die Differenzierungen der Epidermiszellen zu den Zellen eines Sinneshaares existieren Arbeiten an Insekten (HENKE und RÖNSCH, 1951; LUKOSCHUS, 1962a, b; ERNST, 1972).

Das bekannte Differenzierungsschema



das HENKE und RÖNSCH (1951) lieferten, paßt in die heutigen Vorstellungen nicht mehr. Die Autoren gehen davon aus, daß das Sinneshaar nur zwei Hüllzellen, die trichogene und die tormogene Zelle, besitzt. Eine dritte Hüllzelle, wie sie zuerst von GNATZY und SCHMIDT (1971) beschrieben und richtig gedeutet wird, hat in diesem Schema keinen Platz. Um die Herkunft dieser 3. Zelle (eigentlich ist es die Hüllzelle 1, die die dendritischen Fortsätze direkt umgibt) zu erfahren, wäre es notwendig, die Untersuchungen von HENKE und RÖNSCH (1951) unter diesem Gesichtspunkt nachzuprüfen.

Die Konfiguration der Hüllzellen beim Trichobothrium von Tegenaria läßt sich nicht ohne weiteres in eine der Vorstellungen einordnen; denn es existieren offensichtlich nicht 2 oder 3 Hüllzellen, sondern mindestens 7!

Aufgrund der vermuteten Bildungen der einzelnen Zellen könnte man folgenden Vergleich versuchen:

Die Zelle 1 entspricht danach der Hüllzelle 1 (bei GNATZY und SCHMIDT, 1971), da sie wie jene eine Scheide um die dendritischen Fortsätze bildet.

Die Zelle(n) 2 (und 2a) ist (sind) wegen ihrer vermuteten Bildung des Haares mit der Hüllzelle 2 (GNATZY und SCHMIDT, 1971) vergleichbar.

Die Zelle 3 kommt bei Insektensensillen nicht vor.

Die Zellen 4, 5a und 5b sind wegen ihrer vermuteten Bildung von Teilen des Bechers (5b) bzw. möglicher Bildung von Zylinder und Membran (4, 5a) gemeinsam mit der tormogenen Zelle, der Hüllzelle 3 bei Insekten, vergleichbar. Es kommt hinzu, daß die Zellen 4 und 5b den gesamten Sinnesapparat, sowie die anderen Hüllzellen gemeinsam umhüllen, wie das auch die tormogene Zelle als einzelne Zelle macht.

Aus dem Dargelegten folgt, daß das Trichobothrium soweit mir bekannt, einen Sonderfall darstellt. Die Andersartigkeit mag mit der Größe des Organs und seiner Komplexität zu erklären sein. Drei Zellen reichen offensichtlich nicht aus, ein Sensillum wie das Trichobothrium zu bilden.

Das von THURM (1970) entworfene Modell eines Arthropoden-Sensillums (campaniformes Organ) kann auf das Trichobothrium von Tegenaria wahrscheinlich nicht ohne weiteres angewandt werden. In dem Modell wird der RLR unter anderem von der tormogenen Zelle umstanden, die zahlreiche Membraneinfaltungen trägt, die dicht mit Partikeln einheitlicher Größe (80 Å) besetzt sind. THURM nimmt an, daß diese Zelle als elektrogene K^+-Pumpe fungiert, die zwar stoffwechsel-, nicht aber konzentrationsabhängig von K^+-Ionen im RLR ist. Diese Zelle soll im Verband mit anderen als Energielieferant zum Aufbau eines Receptorpotentials zuständig sein. Die Zellen, die den RLR umstehen, sind ebenso wie die Sinneszelle mit bandförmig angelegten septierten Desmosomen und anderen Kontaktstrukturen untereinander verbunden; durch sie soll es zur elektrischen Koppelung der aneinander grenzenden Zellen und zur Trennung des RLR von anderen Räumen kommen. Durch die Verschlußeinrichtungen entsteht also ein morphologisch-funktionell abgeschlossenes System.

Beim Trichobothrium von Tegenaria gilt diese von THURM für sein Modell gemachte Annahme möglicherweise nicht. Beim Trichobothrium stellt der RLR in häutungsfernen Stadien einen abgeschlossenen Raum dar, was durch die mäßig-dicken und mindestens in Teilen cuticula-artigen Auskleidungen erreicht wird. Die Zellen, die unter der Auskleidung den Raum umstehen und mitverantwortlich sind für ihre Abscheidung, besitzen Membraneinfaltungen in Form von Mikrovilli, wie das für die meisten Sensillen beschrieben wird (THURM, 1970); den Partikelbesatz, der für die elektrogene K^+-Pumpe Voraussetzung sein soll, konnte ich jedoch nicht feststellen.

Die Zellen, die diesen Raum umgeben, stehen sowohl untereinander als auch mit den distalen Sinneszellausläufern durch septierte Desmosomen und andere Membranverbindungen in Kontakt (Abb. 9, 21, 22a, 23, 24, 47).

Möglicherweise übernimmt der zwischen den sehr unregelmäßig ausgebildeten Mikrovilli sich ausbreitende und nach proximal zu weiter und größer werdende Raum (Abb. 1, 22a, 23a, 30a, 31b, 40, 44, 52a) die Aufgabe, die der RLR bei anderen Sensillen und im Modell von THURM spielt.

Es ist allerdings auch denkbar, daß die Auskleidung des RLR von Ionen passiert werden kann.

Dann könnte das THURMsche Modell auch für Trichobothrien zutreffend sein.

Wie bereits ausgeführt, differieren im allgemeinen Bau die Trichobothrien der verschiedenen Orte auf den Extremitäten nur wenig. In der Feinstruktur lassen sich für die Dendriten im Bereich des Helmes und teilweise auch für diesen im Elektronenmikroskop Unterschiede feststellen.

Die Dendriten liegen in den Trichobothrien so, daß sie sich nach der über ihnen liegenden Oberfläche der Extremität (und nicht etwa nach der Dorsalseite) auszurichten scheinen. Sie besitzen dann, wenn die Extremität entsprechend gedreht wird, dieselbe Lage wie die an der Dorsallinie des Beines liegenden tarsalen, bzw. metatarsalen[1] Trichobothrien (Tabelle 3:2 a-f).

33 Trichobothrien auf den Tibien der Laufbeine

331 Trichobothrien der vorderen Reihe

Bei diesen Trichobothrien (Tab. 3:1b) sind alle - es sind bei den tarsalen Trichobothrien vier - receptorischen Fortsätze erweitert. Im Querschnitt weisen die Dendriten zueinander ein ähnliches Größenverhältnis auf wie die Dendriten der tarsalen Trichobothrien: der dorsale Dendrit erweitert sich etwa auf das Doppelte seines Ausgangsdurchmessers, der ventrale auf das 6-8fache, die beiden lateralen auf jeweils das 3-4fache (Abb. 49a, b; Tab. 3:3b).

Es sieht so aus, als ob alle vier Dendriten einen Tubularkörper in der Definition nach THURM (1964) besitzen.

332 Trichobothrien der vorne-dorsalen Reihe

Trichobothrien dieser Reihe (Tab. 3:1c) enthalten vier receptorische Fortsätze, die erweitert sind und möglicherweise einen Tubularkörper besitzen.

---

1) in Zukunft wird nur noch stellvertretend für beide von tarsalen Trichobothrien gesprochen.

Von den Trichobothrien liegen keine Serienschnitte vor, außerdem ist die Schnittrichtung nicht genau senkrecht zur Dendritenlängsachse, sondern etwas schräg. Das hat zur Folge, daß die Mikrotubuli nicht genau quer geschnitten sind, sondern gleichfalls schräg. Es ist aufgrund der vorliegenden Bilder daher nicht möglich, eindeutig zu entscheiden, ob Tubularkörper im Sinne von THURM (1964) vorliegen. Tubularkörper-ähnliche Strukturen, vergleichbar denen der lateralen Dendriten der tarsalen Trichobothrien, scheinen aber vorhanden zu sein (Abb. 50, 51; Tab. 3:3c).

Interessant ist, daß bei diesen Trichobothrien der dorsale Dendrit eingesenkt ist in den ventralen und somit der vordere, bzw. hintere Dendrit keinen Kontakt mit ihm hat, was sich möglicherweise auf die Richtcharakteristik dieser Trichobothrien auswirkt (s. Kap. 4 (Diskussion)).

34 Trichobothrien der Pedipalpen

341 Trichobothrien der vorderen Reihe

Diese Trichobothrien (Tab. 3:1e) besitzen vier receptorische Fortsätze (Abb. 52, 54), die im Bereich des Helmes erweitert sind (Abb. 53). Es ist, weil auch von ihnen keine lückenlosen Schnittserien vorliegen, nicht eindeutig zu entscheiden, ob alle einen Tubularkörper besitzen.

Obgleich bei diesen Trichobothrien die Dendriten ebenfalls auf der dorsalen und ventralen, vorderen und hinteren Seite liegen, sieht es so aus, als ob sie gegenüber den tarsalen Trichobothrien in ihrer Anordnung insgesamt um 90° gedreht wären (Abb. 53d; Tab. 3: vgl. 3a mit 3e): der vordere Dendrit besitzt den größten Durchmesser, die anderen sind annähernd gleich groß. Der dorsale und ventrale Dendrit sind symmetrisch zum vorderen angeordnet, so daß sich eine Symmetrieachse legen läßt, die den vorderen und hinteren Dendriten teilt.

Bei den Trichobothrien der Tarsen und Laufbeintibien liegen die entsprechenden Achsen in dorsoventraler Richtung (Tab. 3a-e).

342 Trichobothrien der hinteren Seite der Pedipalpen

Auch bei diesen Trichobothrien (Tab. 3:1f) sind vier erweiterte distale Sinneszellfortsätze im Bereich des Helmes (Abb. 55-57) vorhanden. Der vordere und hintere, sowie der ventrale Dendrit besitzen eindeutig Tubularkörper in der Definition nach THURM (1964), der dorsale dagegen etwas Tubularkörperähnliches und den lateralen Dendriten der tarsalen Trichobothrien Vergleichbares (Abb. 56a, 57b).

Die Größenverhältnisse sind anders als bei den übrigen Trichobothrien, allerdings variieren die Trichobothrien etwas: Abb. 55b zeigt die Verhältnisse bei einem etwas mehr beinspitzenwärts gelegenen Becherhaar; Abb. 56a, b, 57 ein mehr zum Körper hin gelegenes Trichobothrium.

Bei dem Helm dieser Trichobothrien weist die Innenwand eine breite Stufe auf, an der der dorsale Dendrit endet; ebenso werden der vordere und hintere Dendrit durch sie in ihrem Querschnitt vermindert (Abb. 57a, 58a, b); auch bei diesen Trichobothrien treten im distalen Teil des Helmes an dessen Innenwand halbkugelförmige Strukturen auf, wie sie bei den tarsalen Trichobothrien geschildert und diskutiert wurden.

Der Helm scheint in der Längsachse gestaucht zu sein.

4 Abschluß Diskussion: Vergleich der verschiedenen Trichobothrientypen in Struktur und Funktion

Trichobothrien sind 1883 als neuer Sensillentyp von DAHL bei Webespinnen beschrieben worden. DAHL stellt fest, daß diese Haare außerordentlich leicht aus ihrer Ruhelage abzulenken sind. Dieses gelingt ihm sogar mit dem Anstreichen eines tiefen Tones auf einer Geige, woraufhin er annimmt, es könne sich bei diesen Haaren um Hörhaare handeln. Er nennt die Haare daher " "Hörhaare". 1885 benennt er die gleichen Haare, die er auch bei anderen Spinnentieren findet, neutraler mit "Becherhaare" oder mit "Trichobothrien".

Seit ihrer Entdeckung besteht die Streitfrage, welche Funktion man ihnen zuschreiben soll. 1911 konstatiert DAHL noch einmal, daß es sich wirklich um Hörhaare handelt, da sie in abgestuften Längen auf den Extremitätengliedern stehen. Außerdem stellt er fest, daß sie sich zu taxonomischen Zwecken verwenden lassen, da sie bei den einzelnen Spinnentieren in charakteristischer Anordnung vorkommen.

Bei den einzelnen Spinnentieren sehen die Trichobothrien verschieden aus (z. B. Abb. 7a,b,c: Trichobothrien von Tegenaria, von Euscorpius und von Pseudoskorpionen); bei den Skorpionen stehen sie in tiefen offenen Trichtern (HOFFMANN, 1967), ebenso bei Pseudoskorpionen (Abb. 7c) [1]. Bei der Gruppe der Moosmilben variieren die Haare ebenfalls in ihrem Bau; ihre ersten Beschreiber geben ihnen daher auch diverse Namen und schreiben ihnen unterschiedliche Funktionen zu (zusammenfassende Literatur bei TARMAN, 1961).

Bei den Trichobothrien der Spinnentiere handelt es sich also nicht um einheitliche Sensillen. Sie unterscheiden sich in ihrer Bauweise, in ihren Innervierungen und in ihren Funktionen.

Während die Trichobothrien der Skorpione einfach innerviert sind (HOFFMANN, 1965, 1967), sind die anderen bisher untersuchten Becherhaare mehrfach, und zwar diejenigen der Moosmilben 5-10 fach (TARMAN, 1961) und diejenigen der Webespinnen

---

1) Die Aufnahme wurde mir von Herrn T. KEIL zur Verfügung gestellt

(Tegenaria) vierfach.

Die Trichobothrien der Skorpione sind auf ihre Funktionen genauer untersucht worden (LINSENMAIR, 1968). Danach handelt es sich um Sinneshaare, die schwache über das Tier hinwegwehende Luftströmungen percipieren. Die Bedeutung dieser Sinneshaare für die Skorpione liegt darin, daß die Tiere mit ihrer Hilfe Windrichtungen feststellen und sich dann danach über Minuten, Stunden und sogar Tage hinweg orientieren können (dieses ist der erste Fall einer Anemomenotaxie außerhalb der Insekten). Allerdings spielt hier auch die optische Orientierung nach Horizontmarken eine Rolle. Es ist interessant, daß bei den Milben (bei denen die Trichobothrien allerdings auf dem Körper stehen) die proximalen Sinneszellfortsätze der Trichobothrien ein Stück mit dem Sehnerven zusammen verlaufen, bevor sie in das Supraoesophagial-Ganglion eintreten (TARMAN, 1961). Es ist möglich, daß es hier zu Verschaltungen kommt. Nach VITZTHUM (1935, zit. bei TARMAN, 1961) liegt das Nervenzentrum der Trichobothrien im Sehzentrum lokalisiert.

Die Trichobothrien der Skorpione sind für die Perception von Luftschallreizen wahrscheinlich ungeeignet, da sie sich erst bei sehr hohen Schallintensitäten ablenken lassen. Dieses hängt möglicherweise mit der hohen Dämpfung zusammen, die die Haare auch nach einer Auslenkung beim Zurückkehren zur Ruhelage niemals über diese hinaus in die andere Richtung schwingen läßt (HOFFMANN, 1967). Die Haare zeigen auch keine abgestuften Längen (HOFFMANN, 1967), das spricht ebenfalls gegen Schallempfänger.

Die Trichobothrien der Skorpione zeigen feste Richtcharakteristiken, die einmal auf dem Bau der Haare selbst beruht, die im Querschnitt elliptische Basis steht in einem Zylinder (HOFFMANN, 1967; GÖRNER, persönl. Mitteilung). Außerdem ist der Sinneszellfortsatz nur bei Auslenkung des Haares in eine Richtung reizbar (HOFFMANN, 1967). Dadurch, daß die Trichobothrien unterschiedliche Ausrichtungen besitzen, ist es möglich, daß verschiedene Windrichtungen direkt wahrgenommen werden können.

Die Funktion der Trichobothrien der Moosmilben ist aufgrund von umfangreichen Untersuchungen von PAULY (1956) aufgeklärt. Es sind Sensillen, die bei trichomartiger Ausbildung der Haare Luftströmungen, bei fächerförmiger Ausbildung Luftstöße, bei birnen-, keulen- oder kurzgestielter kugelförmiger Ausbildung Vibrationen der Luft und des Untergrundes wahrnehmen können.

Die Sensillen sind von 5-10 Sinneszellen innerviert; das Haar läßt sich aber nur in einer Ebene auslenken. Es ist stark gedämpft, so daß es nach einer Auslenkung nicht langsam ausschwingt, sondern sogleich zur Ruhelage zurückkehrt. Andererseits vermag Vibration der Luft das Haar in der Auslenkungsebene nach beiden Seiten schwingen zu lassen. Die Trichobothrien lassen sich in einer stehenden Welle an den Orten maximaler Schallschnelle nur in einem sehr starken Schallfeld auslenken.

Die Trichobothrien von Tegenaria derhami sind bisher physiologisch von PALMGREN (1936), von GÖRNER (1965 a,b) und von GÖRNER und ANDREWS (1969) untersucht worden.

Die Autoren kommen zu unterschiedlichen Beurteilungen über die Leistungen dieser Haare.

PALMGREN stellt fest, daß die Empfindlichkeit der Spinne für Luftströmungen vor und nach der Wegnahme der Trichobothrien nur graduell unterschiedlich ist. Er nimmt an, daß auch andere Haare Luftströmungen (größerer Intensität)percipieren. Seine Beurteilungen über die Bedeutung der Haare kulminieren in dem lapidaren Satz: ..."irgendeine lebenswichtige Funktion scheint ihnen nicht zu obliegen". Andererseits soll die Wegnahme der Trichobothrien die Reizbarkeit der Spinne für vibratorische Erschütterungen des Netzes herabsetzen. PALMGREN vermutet, daß die Trichobothrien möglicherweise den nervösen Zentren Erregungen zuführen, die auf den Tonus einwirken. Zu diesen Vermutungen kommt er, weil dei Spinne nach Wegnahme der Trichobothrien (während dieser Zeit ist sie allerdings mit Essigäther betäubt worden) nach dem "Aufwachen"ein abnormes Verhalten zeigt.

GÖRNER und ANDREWS (1969) kommen aufgrund von Verhaltensversuchen zu dem Ergebnis, daß es sich bei den Trichobothrien der Trichterspinne Agelena um Ferntastsinnesorgane handelt. Sie können zeigen, daß die Spinne nach einer 1 cm entfernt von ihr befindlichen Beute gezielt greift.

1965 (a,b) weist GÖRNER bereits nach, daß die Trichobothrien an den Pedipalpen von Tegenaria feste Richtcharakteristiken besitzen, obgleich sich die Haare nach allen Seiten gleich gut auslenken lassen. Aufgrund der elektrophysiologischen Untersuchungen findet GÖRNER unterschiedliche Innervierung: bei Ablenkungen des Haares eines Trichobothriums der vorne-dorsalen Reihe [1] nach den Seiten proximal, distal und hinten [2] erhält GÖRNER bei receptorfernen Ableitungen drei deutlich zu unterscheidende Antworten. Er schließt darausauf das Vorhandensein von mindestens drei Sinneszellen für diese Trichobothrien (Tab, 3: 4e). Bei Ablenkungen des Haares eines Trichobothriums der hinteren Seite [1] nach den Seiten vorne und hinten [2] erhält GÖRNER zwei Antworten, aus denen er auf mindestens zwei Sinneszellen schließt (Tab. 3: 4f).

Bei Ablenkungen des Haares eines vorne-dorsalen Trichobothriums genau nach hinten antwortet nur eine Sinneszelle, genau nach proximal ausschließlich eine andere, in den Zwischenbereichen antworten aber beide, d.h. die Richtungssensitivitäten der Sinneszellen dieser Trichobothrien überlappen sich (Tab. 3: 4e), diejenigen der hinteren Seite jedoch nicht (Tab. 3: 4f).

Mit Hilfe der elektrophysiologischen Untersuchungen lassen sich nur drei bzw. zwei Sinneszellen nachweisen. Über das Problem, warum nicht alle vier Sinneszellen antworten, kann man nur Vermutungen äußern. Es müssen nicht alle Sinneszellen durch Ablenkungen des Haares adaequat reizbar sein, bzw. die gewählte receptorferne Ableitmethode erfaßt nicht alle Sinneszellen gleichermaßen.

Aufgrund der elektronenmikroskopischen Ergebnisse fällt es sc schwer, die erste Vermutung zu akzeptieren; denndie Sinneszellfortsätze besitzen im Helmbereich annähernd das gleiche Aussehen (Abb. 54, 57, 58, Tab. 3: 3e, 3f).

Aufgrund der elektrophysiologischen Ergebnisse GÖRNERs steht fest, daß die Spinne mindestens zwei verschiedene Trichobothrien-Sorten besitzt. Meine elektronenmikroskopischen Befunde zeigen, daß die Trichobothrien im Helmbereich je nach ihrem Ort auf den Extremitäten verschieden sind. Sie besitzen aber alle v i e r Sinneszellfortsätze.

Interessant ware es zu erfahren, wie die Richtcharakteristiken der anderen von mir elektronenmikroskopisch untersuchten Trichobothrien aussehen und ob mit Hilfe von receptornahen (oder intrazellulären) Ableitungen sich ebenfalls vier Sinneszellen nachweisen lassen.

Im Augenblick läßt sich nicht entscheiden, ob die vier Sinneszellen die gleiche Aufgabe im Trichobothrium erfüllen.

5 Zusammenfassung

Tegenaria derhami besitzt auf den Laufbeinen und Pedipalpen Trichobothrien. Von diesen sind die auf den Tarsen und Metatarsen genauer untersucht .

In der Ausbildung des Haares, den diesen an der Basis umgebenden Becher, der Gelenkmembran, in der das Haar beweglich hängt, des Receptorlymphraumes, der sich unter der Gelenkmembran erstreckt und der von einer teils cuticula-, teils surface-coatartigen Auskleidung begrenzt wird, ähneln sich die Trichobothrien. Unterschiede ergeben sich in der Größe des Haares und des Bechers.

Das Haar eines Trichobothriums setzt sich unterhalb der Gelenkmembran in dem rinnenförmigen Verbindungsstück und dem Helm fort.

Der Helm bildet die Anheftungsstruktur für die Dendriten. Alle bisher untersuchten Trichobothrien besitzen v i e r receptorische Fortsätze und vermutlich ebensoviele Sinneszellen. Im Bereich des Helmes unterscheiden sich die einzelnen Trichbothrien (Tab. 3).

Das Trichobothrium wird neben den Sinneszellen von mindestens sieben Zellen gebildet, eine Zuordnung dieser Zellen zu den bekannten drei Hüllzellen bei Insektensensillen wird versucht.

ADAM, H. und G. CZIHAK: Großes Zoologisches Praktikum Teil 1. Arbeitsmethoden der makroskopischen und mikroskopischen Anatomie. Stuttgart (Gustav Fischer) 1964, 583 S.

ALTNER, H. K.-D. ERNST und G. KARUHIZE: Untersuchungen am Postantennalorgan der Collembolen (Apterygota). I Die Feinstruktur der postantennalen Sinnesborste von Sminthurus fuscus (L.). Z. Zellforsch. 111: 263-285 (1970).

BALYUZI, H. H.M. and R.E. BURGE: Structure in embedding media for electron microscopy. Nature 227: 489-490 (1970).

BARTH, F.G.: Die Feinstruktur des Spinnenintegu ments I. Die Cuticula des Laufbeins adulter häutungsferner Tiere (Cupiennius salei KEYS.). Z. Zellforsch. 97: 137-159 (1969).

BARTH, F.G.: Der sensorische Apparat der Spaltsinnesorgane (Cupiennius salei Keys., Araneae). Z. Zellforsch. 112: 212-246 (1971). (Im Text häufig unter 1970 zitiert).

BARTH, F.G. und W. LIBERA: Ein Atlas der Spaltsinnesorgane von Cupiennius salei Keys. Chelicerata (Araneae). Z. Morph. Tiere 68: 343-369 (1970).

BAUER, K.H.: Funktionsmechanismus der Autotomie bei Spinnen (Araneae) und seine morphologischen Voraussetzungen. Z. Morph. Tiere 72: 173-202 (1972).

BORCK, C.: in Vorbereitung

BOULIGAND, Y.: Sur une architecture torsadée répandue dans de nombreuses cuticles d'Arthropodes. C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris 261: 3665-3668 (1965) a).

BOULIGAND, Y.: Sur une disposition fibrillaire torsadée commune à plusieurs structures biologiques. C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris 261: 4864-4867 (1965) b).

BROWNING, H.C.: The integument and moult cycle of Tegenaria atrica (Araneae). Proc. Roy. Soc. London Ser. B 131: 65-86 (1942).

CHEVALIER, R.L.: The fine structure of campaniform sensilla on the halteres of Drosophila melanogaster. J. Morph. 128:443-464 (1969).

CORBIÈRE-TICHANÉ, G.: Ultrastructure des organes chordotonaux des pièces céphaliques chez la larve du Speophyes lucidulus Delar. (Coléoptère Cavernicole de la sous-famille des Bathysciinae). Z. Zellforsch. 117: 275-302 (1971).

DAHL, F.: Über die Hörhaare der Arachnidea. Zool. Anz. 6: 267-270 (1883).

DAHL, F.: Das Gehör und Geruchsorgan der Spinnen. Arch. mikroskop. Anat. 24: 1-11 (1885).

DAHL, F.: Die Hörhaare und das System der Spinnen. Zool. Anz. 37: 522-533 (1911).

DAHL, F.: Die Sinneshaare der Spinnentiere. Zool. Anz. 51: 215-219 (1920).

DAHL, M.: 24. Familie. Agelenidae In F. DAHL: Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile nach ihren Merkmalen und nach ihrer Lebensweise 23. Teil Spinnentiere oder Arachnoidea VI: Agelenidae-Araneidae. Jena (Gustav Fischer) 1931, S. 1-46

DRASLAR, K.: persönl. Mitteilung

EAKIN, R.M.: Evolution of photoreceptors. Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol. 30: 363-370 (1965).

EAKIN, R. M.: 1968, zit. bei E. M. HOME (1972).

EAKIN, R.M. and J. A. WESTFALL: Fine structure of the eye of a chaetognath. J. Cell Biol. 21: 115-132 (1964).

ECKERT, M.: Experimentelle Untersuchungen zur Häutungsphysiologie bei Spinnen. Zool. Jb. Physiol. 73: 49-101 (1967).

ELLIOTT, G.F., A.F. HUXLEY and T. WEIS-FOGH: On the structure of resilin. J. molec. Biol. 13: 791-795 (1965).

ERNST, K.-D.: Die Feinstruktur von Riechsensillen auf der Antenne des Aaskäfers Necrophorus (Coleoptera). Z. Zellforsch. 94: 72- 102 (1969).

ERNST, K.-D.: Die Ontogenie der basiconischen Riechsensillen auf der Antenne von Necrophorus (Coleoptera). Z. Zellforsch. 129: 217-236 (1972).

FAWCETT, D.W.: Cilia and flagella. In J. BRACHET and A.E. MIRSKY: The Cell vol II New York (Acad. Press) 1961, S. 217-297.

FAWCETT, D.W.: Die Zelle-Ein Atlas zur Ultrastruktur. München, Berlin, Wien (Urban und Schwarzenberg) 1969.

FLOCK, A.: Electronmicroscopical and electrophysiological studies on the lateral line canal organs. Acta-oto-laryng. (Stockh.) Suppl. 199: 90 p. 1965

FLOCK, A. and A.J. DUVALL: The ultrastructure of the kinocilium of the sensory cells in the inner ear and lateral line organs. J.Cell Biol. 25: 1-8 (1965).

FOELIX, R.F.: Structure and function of tarsal sensilla in the spider Araneus diadematus. J. Exp. Zool. 175: 99-124 (1970).

FOELIX, R.F. and R.C. AXTELL: Fine structure of tarsal sensilla in the tick Amblyomma americanum (L.). Z. Zellforsch. 114: 22-37 (1971).

FOELIX, R.F. and R.C. AXTELL: Ultrastructure of HALLER's organ in the tick Amblyomma americanum (L.). Z. Zellforsch. 124:275-292 (1972).

FOELIX, R.F. and I-WU CHU-WANG: Fine structural analysis of palpal receptors in the tick Amblyomma americanum (L.). Z. Zellforsch. 129: 548-560 (1972).

GABBUTT, P.D.: Differences in the disposition of trichobothria in the Chernetidae (Pseudoscorpiones). J. Zool. London 167: 1-13 (1972).

GAFFAL, K.P. und K. HANSEN: Mechanorezeptive Strukturen der antennalen Haarsensillen der Baumwollwanze Dysdercus intermedius Dist. Z. Zellforsch. 132: 79-94 (1972).

GALEY, F.R. and S.E.G. NILSSON: A new method for transferring sections from the liquid surface of a trough through staining solutions to supporting film of a grid. J. Ultrastruct. Res. 14: 405-410 (1966).

GIBBONS, I.R.: The relationship between the fine structure and direction of beat in gill cilia of a Lamellibranch Mollusc. J. Biophys. Biochem. Cytol. 11: 179-205 (1961).

GIBBONS, I.R. and A.V. GRIMSTONE 1960, zit. bei L. REIMER (1967).

GLAUERT, A.M. and R.H. GLAUERT: Araldite as an embedding medium for electron microscopy. J. Biophys. Biochem. Cytol. 4: 191-194 (1958).

GLUUD, A.: 1968, zit. bei A. KAESTNER (1972).

GNATZY, W. und K. SCHMIDT: Die Feinstruktur der Sinneshaare auf den Cerci von Gryllus bimaculatus DEG. (Saltatoria, Gryllidae). I Faden- und Keulenhaare. Z. Zellforsch. 122: 190-209 (1971).

GNATZY, W. und K. SCHMIDT: Die Feinstruktur der Sinneshaare auf den Cerci von Gryllus bimaculatus DEG. (Saltatoria, Gryllidae) IV Die Häutung der kurzen Borstenhaare. Z. Zellforsch. 126: 223-239 (1972).

GNATZY, W. und K. SCHMIDT: Die Feinstruktur der Sinneshaare auf den Cerci von Gryllus bimaculatus DEG. (Saltatoria, Gryllidae) V Die Häutung der langen Borstenhaare an der Cercusbasis. J. de microscop. 14: 75-84, Taf. I-III (1972).

GÖRNER, P.: Untersuchungen zur Morphologie und Elektrophysiologie der Seiten Organe vom Krallenfrosch (Xenopus laevis). Z. vergl. Physiol. 47: 316-388 (1963).

GÖRNER, P.: Mehrfach innervierte Mechanorezeptoren (Trichobothrien) bei Spinnen. Naturwiss. 52: 437 (1965) a).

GÖRNER, P.: A proposed transducing mechanism for a multiply-innervated mechanoreceptor (Trichobothrium) in spiders. Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol. 30: 69-73 (1965) b).

GOSSEL, P.: Beiträge zur Kenntnis der Hautsinnesorgane und Hautdrüsen der Cheliceraten und der Augen der Ixodiden. Z. Morph. Ökol. Tiere 30: 177-205 (1936).

GRAY, E.G.: The fine structure of the insect ear. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. Ser. B 243: 75-97 (1960).

GRAY, E.G. and R.J. PUMPHREY: Ultrastructure of insect ear. Nature 181: 618 (1958).

HANSEN, K. und H.-G. HEUMANN: Die Feinstruktur der tarsalen Schmeckhaare der Fliege Phormia terraenov ae Rob.-Desv. Z. Zellforsch. 117: 419-442 (1971).

HAUPT, J.: Beitrag zur Kenntnis der Sinnesorgane von Symphylen (Myriapoda) I. Elektronenmiskroskopische Untersuchung des Trichobothriums von Scutigerella immaculata Newport. Z. Zellforsch. 110: 588-599 (1970).

HAUPT, J.: Beitrag zur Kenntnis der Sinnesorgane von Symphylen (Myriapoda) II. Feinstruktur des TÖMÖSVARYschen Organs von Scutigerella immaculata Newport. Z. Zellforsch. 122: 172-189 (1971).

HENKE, K. und G. RÖNSCH: Über Bildungsgleichheiten in der Entwicklung epidermaler Organe und die Entstehung des Nervensystems im Flügel der Insekten. Naturwiss. 38: 335-336 (1951).

HERAN, H.: Sinnesphysiologie. In F. GESSNER: Handbuch der Biologie Bd. V, Heft 20/21 Frankfurt (Athenaion) 1966,

HOFFMANN, C.: Die Trichobothrien der Skorpione. Naturwiss. 52: 436-437 (1965).

HOFFMANN, C.: Bau und Funktion der Trichobothrien von Euscorpius carpathicus L. Z. vergl. Physiol. 54: 290-352 (1967).

HOME, E.M.: Centrioles and associated structures in the retinula cells of insect eyes. Tissue and Cell 4: 227-234 (1972).

KAESTNER, A.: Lehrbuch der speziellen Zoologie. Stuttgart (G.Fischer) 3. Aufl. Bd. 1, Teil I 1969.

KAESTNER, A.: Lehrbuch der Speziellen Zoologie Bd. 1 Wirbellose 3. Teil Insecta: A. Allgemeiner Teil. Stuttgart (G. Fischer) 1972.

KINZELBACH-SCHMIDT, B.: Zur Kenntnis der antennalen Chordotonalorgane der Thysanuren. Z. Naturforsch. 23 b: 289-291 (1968).

KRISHNAKUMARAN, A.: The early post-moult cuticle in Buthus. Quart. J. Micr. Sci. 101: 433-438 (1960).

KRISHNAKUMARAN, A.: A comparative study of the cuticle of Arachnida. I. Structure and staining properties. Zool. Jb. Abt. Anat. Ontog. 80: 49-64 (1962).

KÜMMEL, G., H. CLAASSEN und R. KELLER: Zur Feinstruktur von Cuticula und Epidermis beim Flußkrebs Orconectes limosus während eines Häutungszyklus. Z. Zellforsch. 109: 517-551 (1970).

LAFON 1943, zit. bei M.T. SEWELL (1955).

LINSENMAIR, K.E.: Anemomenotaktische Orientierung bei Skorpionen (Chelicerata, Scorpiones). Z. vergl. Physiol. 60: 445-449 (1968).

LOCKE, M.: The structure of an epidermal cell during the development of protein epicuticle and the uptake of molting fluid in an insect. J. Morphol. 127: 7-40 (1969).

LUKOSCHUS, F.: Ausbildungsformen von Kutikula und kutikularen Kleinorganen bei der Honigbiene (Apis mellifica L.). Z. Morph. Ökol. Tiere 51: 547-574 (1962)a).

LUKOSCHUS, F.: Zur Entwicklung von Leydigschen Hautdrüsen bei der Honigbiene (Apis mellifica L.). Z. Moph. Ökol. Tiere 51: 261-270 (1962) b).

LUNDBLAD, O.: Über das Vorkommen von Trichobothrien bei Neuropteren und Corrodentien. Entomol. tidskrift. 46 (1925).

LUNDBLAD, O.: Zur Kenntnis der Flöhe. Zool. Anz. 70: 7-26 (1927).

MILLONIG, G.: Further obs. on a phosphate buffer for osmium solutions in fixation. V Internat. Congr. EM Philadelphia, vol. II (1962).

NEVILLE, A.C., M.G. THOMAS and B. ZELAZNY: Pore canal shape related to molecular architecture of arthropode cuticle. Tissue and Cell 1: 183-200 (1969).

NICKLAUS, R.: Die Erregung einzelner Fadenhaare von Periplaneta americana in Abhängigkeit von der Größe und Richtung der Auslenkung. Z. vergl. Physiol. 50: 331-362 (1965).

NICKLAUS, R.: Zur Richtcharakteristik der Fadenhaare von Periplaneta americana. Z. vergl. Physiol. 54: 434-437 (1967).

NICKLAUS, R., P.-G. LUNDQUIST und J. WERSÄLL: Elektronenmikroskopie am sensorischen Apparat der Fadenhaare auf den Cerci der Schabe Periplaneta americana. Z. vergl. Physiol. 56: 412-415 (1967).

NICKLAUS, R., P.-G. LUNDQUIST und J. WERSÄLL: Die Übertragung des Reizes auf den distalen Fortsatz der Sinneszelle bei den Fadenhaaren von Periplaneta americana. Verh. dtsch. Zool. Ges.(Heidelberg) 1967, 578-584 (1968).

NIELSEN, E.: The physiology of spiders. Copenhagen (Levin and Munksgaard), Vol. 1,1931

PALMGREN, P.: Experimentelle Untersuchungen über die Funktion der Trichobothrien bei Tegenaria derhami SCOP. Acta Zool. Fenn. 19: 1-28 (1936).

PAULY, F.: Zur Biologie einiger Belbiden (Oribatei, Moosmilben) und zur Funktion ihrer pseudostigmatischen Organe. Zool. Jb. Abt. Syst. 84: 275-328 (1956).

REIMER, L.: Elektronenmikroskopische Untersuchungs- und Präparationsmethoden. Berlin, Heidelberg, New York (Springer) 1967, 598 S.

REYNOLDS, E.S.: The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. J. Cell Biol. 17: 208-212 (1963).

RICHARDSON, K.C., L.J. JARRET and E.H. FINKE: Embedding in epoxy resins for ultrathin sectioning in electron microscopy. Stain technology 35: 313-323 (1960).

RICHTER, S.: Unmittelbarer Kontakt der Sinneszellen cuticularer Sinnesorgane mit der Außenwelt. Eine licht- und elektronenmikroskopische Untersuchung der chemorezeptorischen Antennensinnesorgane der Calliphora-Larven. Z. Morph. Ökol. Tiere 52:171-196 (1962).

RICHTER, S.:Die Feinstruktur des für die Mechanoreception wichtigen Bereichs der Stellungshaare auf dem Prosternum von Calliphora erythrocephala Mg. (Diptera). Z. Morph. Ökol. Tiere 54:202-218 (1964).

RICHTER, S. persönl. Mitteilung.

RICHTER, S. und E. WACHMANN persönl. Mitteilung.

RODRIGUEZ-ECHANDIA, E.L. and R.S. PIEZZI: Microtubules in the verve fibres of the toad Bufo arenarium HENSEL. Effect of low temperature on the sciated nerve. J. Cell Biol. 39: 491-497 (1968).

ROGGAN, D.R., D.J. RASKI and N.D. JONES: Cilia in nematode sensory organs. Science 152: 515-516 (1966).

ROTH, L.E.: Electron microscopy of mitosis in Amebae III Cold and urea treatments: a basis for tests of direct effect of mitotic inhibitors on microtubule formation. J. Cell Biol. 34: 47-59 (1967).

SALPETER, M. and C. WALCOTT: An electron microscopical study of a vibration receptor in the spider. Exp. Neurol. 2: 232-250 (1960).

SCHAXEL, J.: Die Tastsinnesorgane der Spinnen. Jenaische Z. Naturwiss. 56(NF 49) Sitzungsber.: 13-20 (1920).

SCHMIDT, K.: Die campaniformen Sensillen im Pedicellus der Florfliege (Chrysopa, Planipennia). Z. Zellforsch. 96: 478-489 (1969)a).

SCHMIDT, K.: Der Feinbau der stiftführenden Sinnesorgane im Pedicellus der Florfliege Chrysopa LEACH (Chrysopidae, Planipennia). Z. Zellforsch. 99: 357-388 (1969) b).

SCHÖNE, H. and R.A. STEINBRECHT: Fine structure of statocyst receptor of Astacus fluviatilis. Nature 220: 184-186 (1968).

SEWELL, M.T.: Pore canals in a spider cuticle. Nature 167: 857-858 (1951).

SEWELL, M.T.: The histology and histochemistry of the cuticle of a spider. Tegenaria domestica (L.). Ann. entomol. Soc. Amer. 48: 107-118 (1955).

SIHLER, H.: Die Sinnesorgane an den Cerci der Insekten. Zool. Jb. Anat. Ontog. 45: 519-580 (1924).

SLIFER, E.H.: Sense organs on the antennal flagellum of a giant cockroach Gromphadorina portentosa, and a comparison with those of several other species (Dictyoptera, Blattaria). J.Morph. 126: 19-30 (1968).

SLIFER, E.H. and S.S. SEKHON: Fine structure of sense organs on the antennal flagellum of a flesh fly, Sarcophaga argyrostoma R.-D. (Diptera, Sarcophagidae). J. Morphol. 114: 185-208 (1964) a).

SLIFER, E.H. and S.S. SEKHON: The dendrites of the thin-walled olfactory pegs of the grasshopper (Orthoptera, Acrididae). J. Morphol. 114: 393-410 (1964) b).

SLIFER, E.H. and S.S. SEKHON: Some evidence for the continuity of ciliary fibrils and microtubules in the insect sensory dendrite. J. Cell Sci. 4: 527-540 (1969).

SMITH, D.S.: The fine structure of haltere sensilla in the blowfly, Calliphora erythrocephala (Meig.), with scanning electron microscopic observations on the haltere surface. Tissue and Cell 1: 443-484 (1969).

STEIN, G.: Über den Feinbau der Duftdrüsen von Feuerwanzen (Pyrrhocoris apterus L. Geocorisae). Z. Zellforsch. 79: 49-63 (1967).

STEIN, G.: Über den Feinbau der Duftdrüsen von Heteropteren. Die hintere larvale Abdominaldrüse der Baumwollwanze Dysdercus intermedius Dist. (Insecta, Heteroptera). Z. Morph. Tiere 65: 374-391 (1969).

STORCH, V.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen über die Sinneshäute des terricolen Turbellars Bipalium kewense Moseley (Tricladida) Z. Zellforsch. 133: 267-275 (1972).

STORCH, V. und F. RIEMANN: Zur Ultrastruktur der Seitenorgane (Amphiden) des limnischen Nematoden Tobrilus aberrans (W. Schneider, 1925), Nematoda, Enoplida). Z. Morph. Tiere 74: 163-170 (1973).

STRESEMANN, E.: Exkursionsfauna von Deutschland Wirbellose I 3. Aufl. Berlin (Volk und Wissen Volkseigener) 1967 .

STUART, A.M. and P. SATIR: Morphological and functional aspects of an insect epidermal gland. J. Cell Biol. 36: 527-549 (1968).

TARMAN, K.: Trihobothrialni organ akarin. Razpr. Serv. Akad. Znan. Umetu. 5: 183-233 figs 1-33 (1959).

TARMAN, K. : Über Trichobothrien und Augen bei Cribatei. Zool. Anz. 167: 51-58 fig 1-7 (1961).

THURM, U.: Mechanoreceptors in the cuticle of the honey bee: Fine structure and stimulus mechanism. Sci. 145: 1063-1065 (1964).

THURM, U.: An insect mechanoreceptor. Part I: Fine structure and adequate stimulus. Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol. 30: 75-82 (1965).

THURM, U. : Die Empfindlichkeit motiler Cilien für mechanische Reize. Verh. dtsch. Zool. Ges. (Heidelberg) 1967, 96-105 (1968) a).

THURM, U.: Steps in the transducer process of mechanoreceptors. Symp. Zool. Soc. Lond. 23: 199-216 (1968) b).

THURM, U.: Untersuchungen zur funktionellen Organisation sensorischer Zellverbände. Verh. dtsch. Zool. Ges. (Köln) 1970, 79-88 (1970).

TICHY, H. pers. Mitteilung.

TILNEY, L.G.: Origin and continuity of microtubules. In J. REINERT and H. URSPRUNG: Results and problems in cell differentiation vol II: Origin and continuity of cell organelles. Berlin, Heidelberg, New York (Springer) 1971, pp. 222-260 .

TILNEY, L.G. and K.R. PORTER: Studies on the microtubules in Heliozoa. II The effect of low temperature on these structures in the formation and maintenance of the axopodia. J. Cell Biol. 34: 327-343 (1967).

TRUMP et al. 1962, zit. bei L. REIMER (1967).

TULLGREN, A.: Zur Morphologie und Systematik der Hemipteren I. Über das Vorkommen von s.g. Trichobothrien bei Hemiptera-Heteroptera und ihre mutmaßliche Bedeutung für das Heteropterensystem. Entomol. tidskrift. 39: Upsala (1919).

UGA, S. and M. KUWABARA: The fine structure of the campaniform sensillum on the haltere of the fleshfly, Boettcherisca peregrina. J. Electron Microsc. 16: 304-312 (1967).

VERHOEFF, K.W.: Symphyla. In H.G. BRONN: Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd V, 2. Abt., 3. Buch Leipzig (Akad. Verlagsgesellschaft) 1934 .

VITZTHUM, 1935, zit. bei TARMAN, K. (1961).

WACHMANN, E. persönl. Mitteilung.

WATSON, M.L. 1958, zit. bei L. REIMER (1967).

WEBER, H.: Grundriß der Insektenkunde. 3. Aufl. Stuttgart (G. Fischer 1954 .

WEIS-FOGH, T.: A rubber-like protein in insect cuticle. J. Exp. Biol. 37: 889-907 (1960).

WERSÄLL, J., A. FLOCK and P.G. LUNDQUIST: Structural basis for directional sensitivity on cochlear and vestibular sensory receptors. Cold Spring Harb. Symp. quant. Biol. 30: 115-145 (1965).

WEYGOLDT, P.: Lebenszyklus und postembryonale Entwicklung der Geißelspinne Tarantula marginemaculata C.L. KOCH (Chelicerata, Amblypygi) im Laboratorium. Z. Morph. Tiere 67: 58-85 (1970).

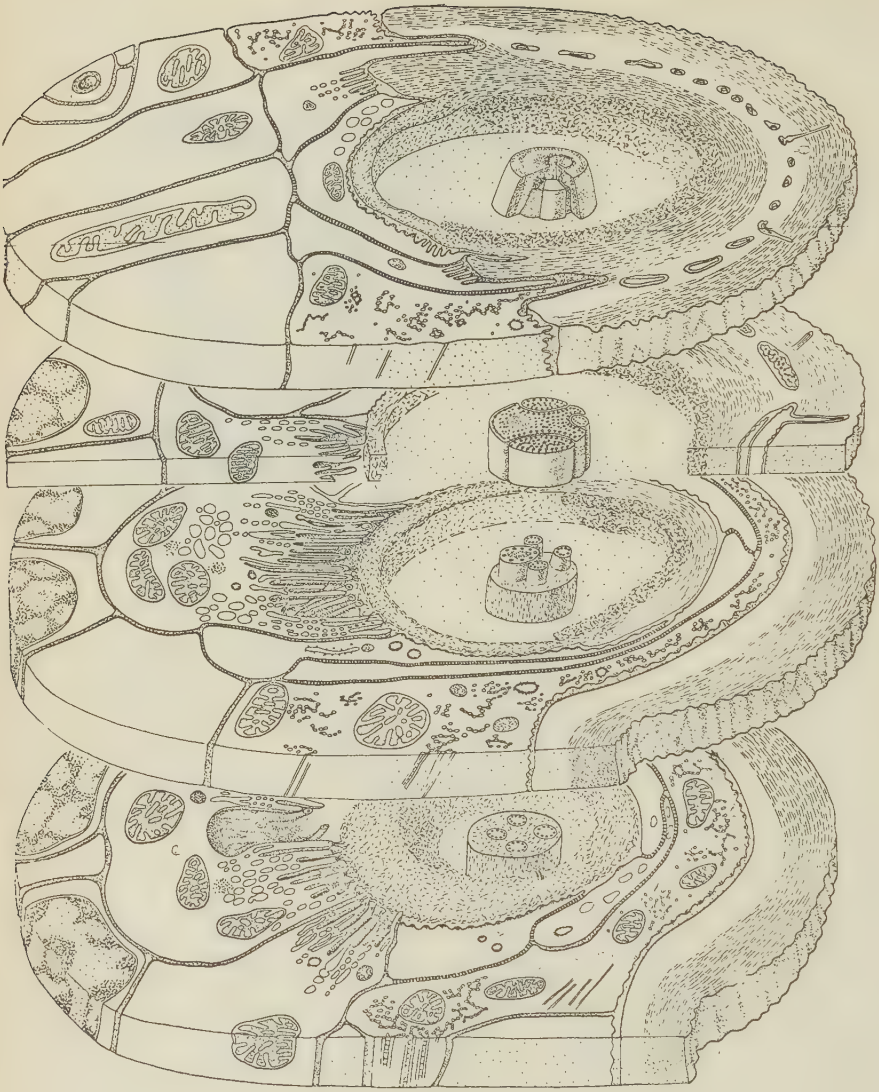
WIGGLESWORTH, V.B. 1953, zit. bei HERAN, H. (1966).

ZACHARUK, R. Y.: Exuvial sheaths of sensory neurons in the larva of Ctenicera destructor (Brown) (Coleoptera, Elateridae). J. Morph. 111: 35-47 (1962).

ZACHARUK, R.Y. and S.G. BLUE: Ultrastructure of the peg and hair sensilla on the antenna of larval Aedes aegypti (L.). J. Morph. 135: 433-455 (1971).

ZMORAY, J. and A. GUTTEKOVÁ: Ecological conditions for occurence of cilia in intestines of nematodes. Biológia, Bratislava 24 (2): 97-112 (1969).

Bildteil



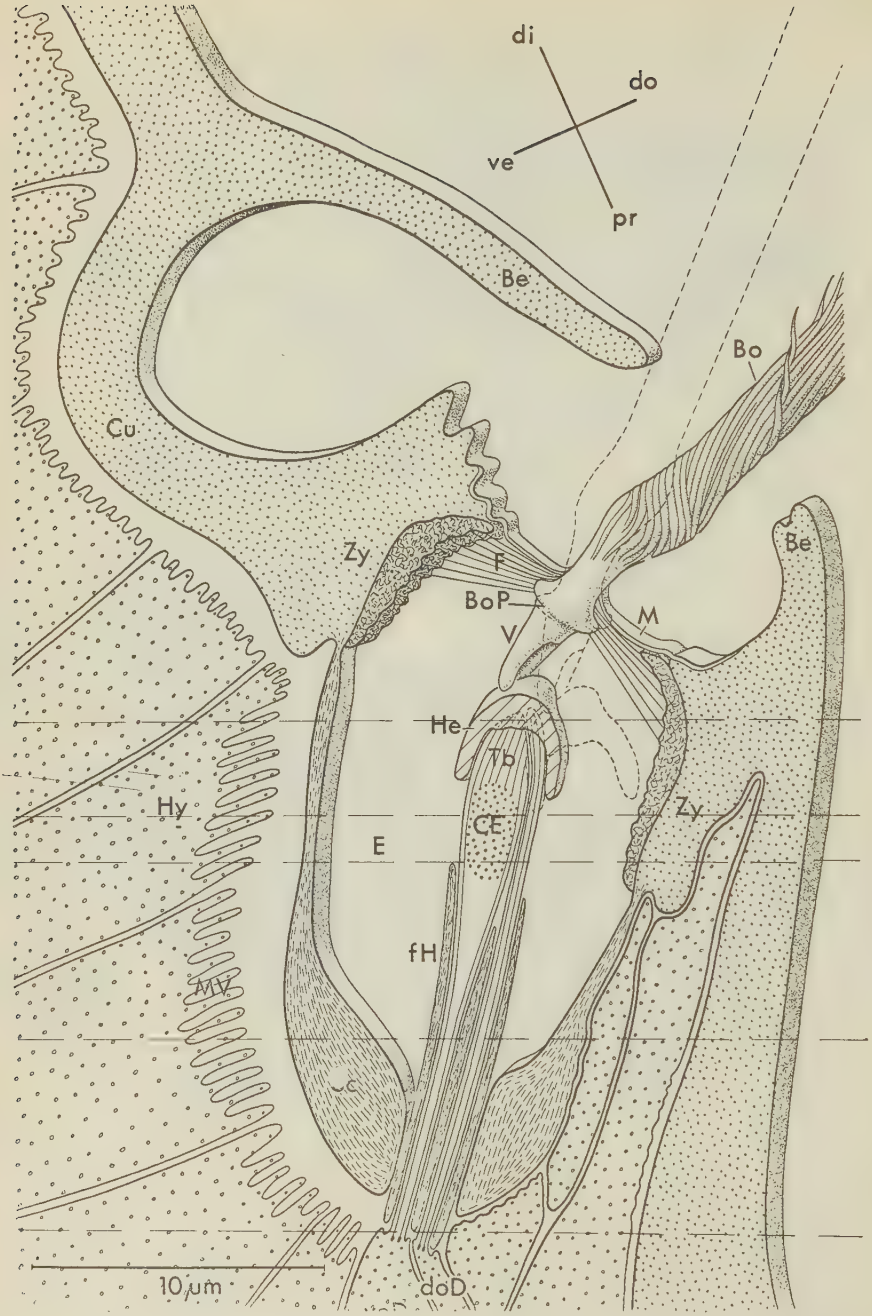

di
do
ve
pr
Be
Bo
Cu
Zy
F
BoP
V
M
Be
He
Tb
Hy
CE
Zy
E
fH
MV
C
10 µm
doD

Abb. 3 a) Querschnitt. Cuticula an der Peripherie eines Trichobothriums. 15000x (6000x)

b,c) Längsschnitte durch die Exo- und Epicuticula → feine Kanäle, über die der Porenkanal (Pk) die Oberfläche zu erreichen scheint. 1 elektronendichte Schicht, möglicherweise Cuticulin, 2 Proteinepicuticula, 3, 4 Rippe: 3 Cuticula, 4,5 gerichtete Lipidschicht, 6 Zementschicht (vgl. BARTH, 1969)
b) 46 000x (6 000x) c) 36 000x (6 000x)

d) Längsschnitt durch einen Teil des Zylinders → mäanderförmige feine Kanäle (in Tangentialschnitt), über die die Porenkanäle nach außen münden. 1 Proteinschicht, 2 Cuticulinschicht, 4 darüberliegende Schichten.
45 000x (18 000x)

e) Querschnitt durch die Becherwand im Basisbereich, Rippen (Ri) Bildungen der Epicuticula
15 000x (6 000x)

Abb. 4 a) REM-Abbildung eines Trichobothriums einer Adultspinne zusammen mit anderen Haaren

b) REM-Abbildung eines Trichobothriums von der Seite

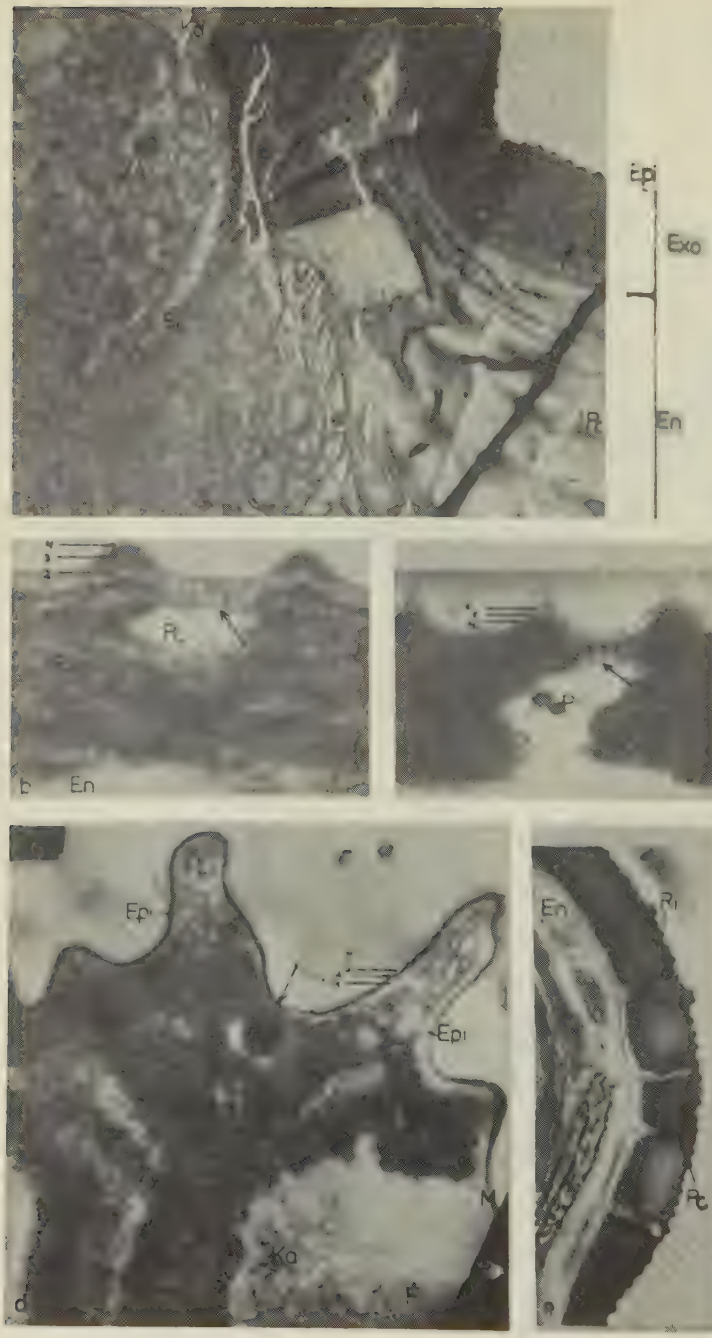
Abb. 5 a) REM-Abbildung eines Trichobothriums von der Körperseite her, (rechts unten ein Fiederhaar) 3 100x (5 000x)

b) REM-Abbildung eins Trichobothriums eines Skorpions (Euscorpius carpathicus) 3100x (5000x)

c) Trichobothrium eines Pseudoskorpions 1200x (1200x)

Abb. 6 a) REM-Abbildung eines tarsalen Trichobothriums einer Jungspinne (nach der 2. Häutung (5000x)

b) REM-Abbildung eines metatarsalen Trichobothriums einer Adultspinne 5000x


Epi
Exo
En
Pc
En
Epi
Epi
M
Exo
En
Pc

Be

Abb. 7 a) REM-Stereoskopische Abbildung eines Trichobothriums, bei dem das Haar dicht über der Membran abgebrochen ist 1000x (2000x)

b) REM-Stereoskopische Abbildung eines Trichobothriums von der Seite 1000x (2000x)

Abb. 8 Längsschnitt 5600x (1600x)

Abb. 9 Längsschnitt 14400x (6000x)
→ mikrotubuliartige Strukturen unterhalb der Haarplatte, → halbkugelförmige Strukturen an der Helminnenwand

Abb. 10 Längsschnitt → weist auf die mikrotubuliartigen Strukturen unterhalb der Haarplatte hin. 16 000x (6 000x)

Abb. 11 Querschnitt durch den Becher → weist auf einen Anschnitt der proximal liegenden cuticularen Platte hin. Vgl. Abb. 1 und 6 6 400x (1 800x)

Abb. 12 a) Querschnitt durch den Becher → deutet auf Verbindung zwischen den Fibrillen (F), die von der Haarplatte (BoP) kommen, und der cuticularen Auskleidung des Zylinders (Ka) hin. →→ weist auf die Membran-Reserven hin. 14 400x (6 000x)

b) Ausschnitt-Vergrößerung von 12a, → entspricht Pa 43 200x (18 000x)

Abb. 13 a) Isoliertes Haar eines Trichobothriums mit dem gesamten basalen Apparat

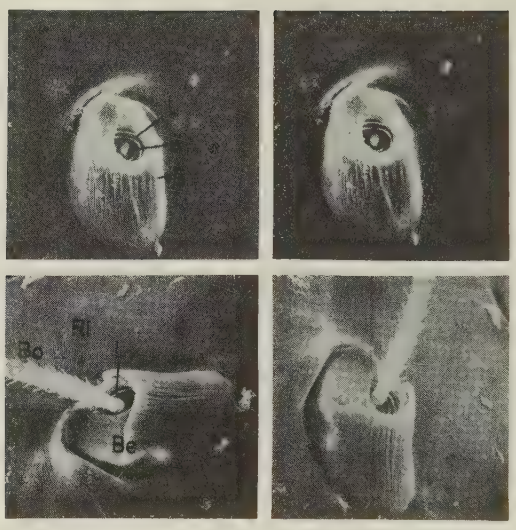
b) Isoliertes Haar, dem der basale Apparat eggebrochen ist. →→ weisen auf 2 rippenförmige Leisten hin, die gemeinsam eine Fieder ausbilden 5 000x (5 000x)

c) Isoliertes Haar ohne Helm. → deutet auf die Rinne hin. 5 000x

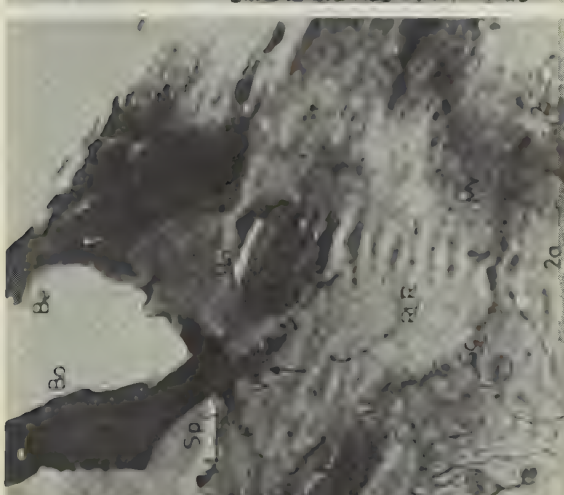
d) Isoliertes Haar, bei dem der Helm eingeklappt ist 5 000x

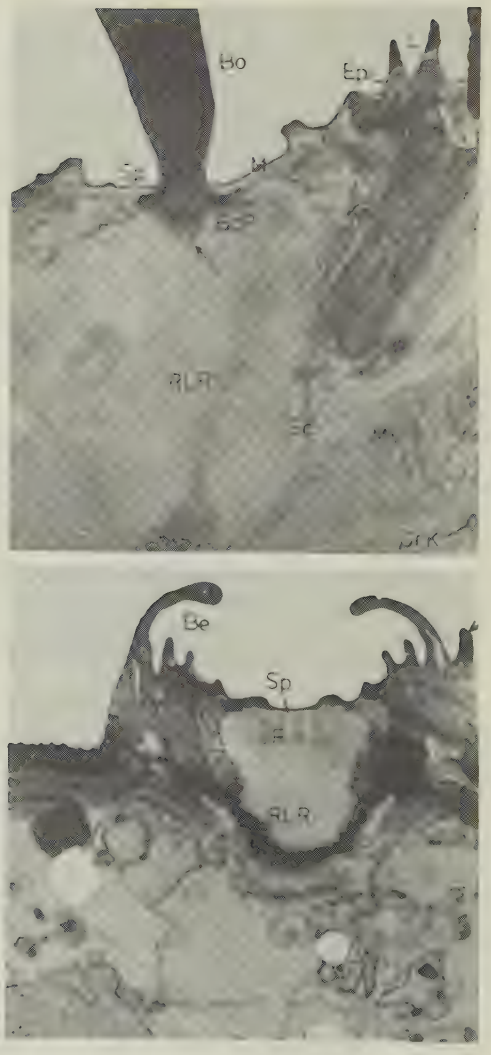
Abb. 14 REM-Stereoskopische Abbildung eines isolierten Haares, bei dem der Helm eingeklappt ist. 5 000x

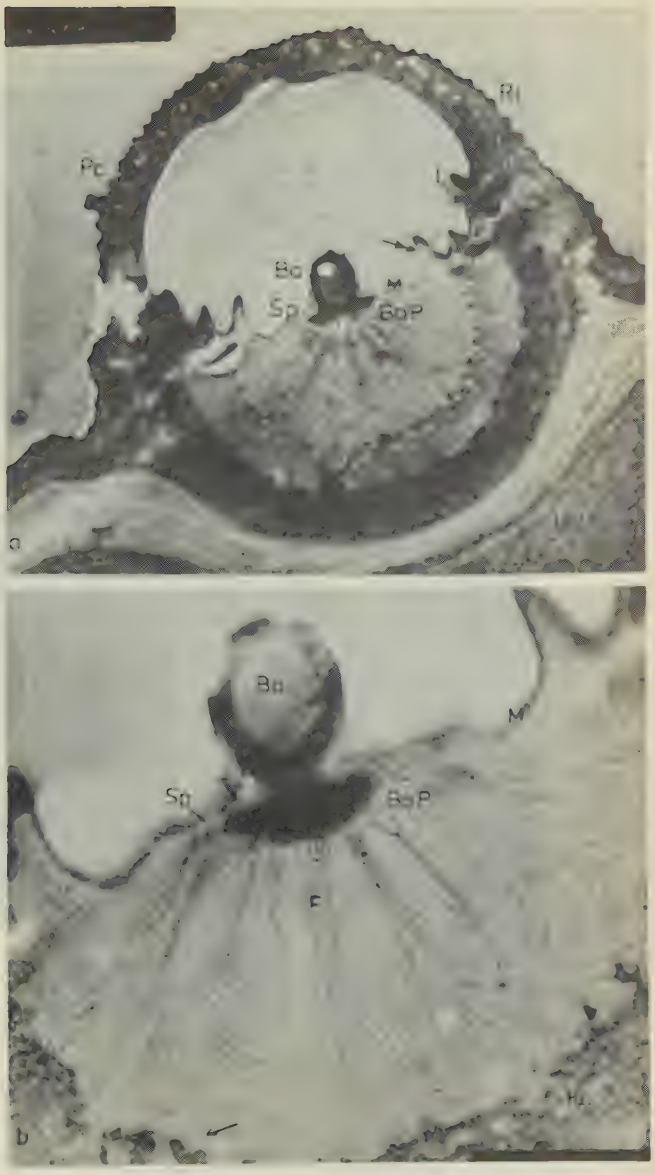
Abb. 15 a-c REM-Stereoskopische Bilder von einem isolierten Haar, bei dem der Helm etwa in "Ruhelagen"-Stellung sich befindet 9 500x (6 000x)

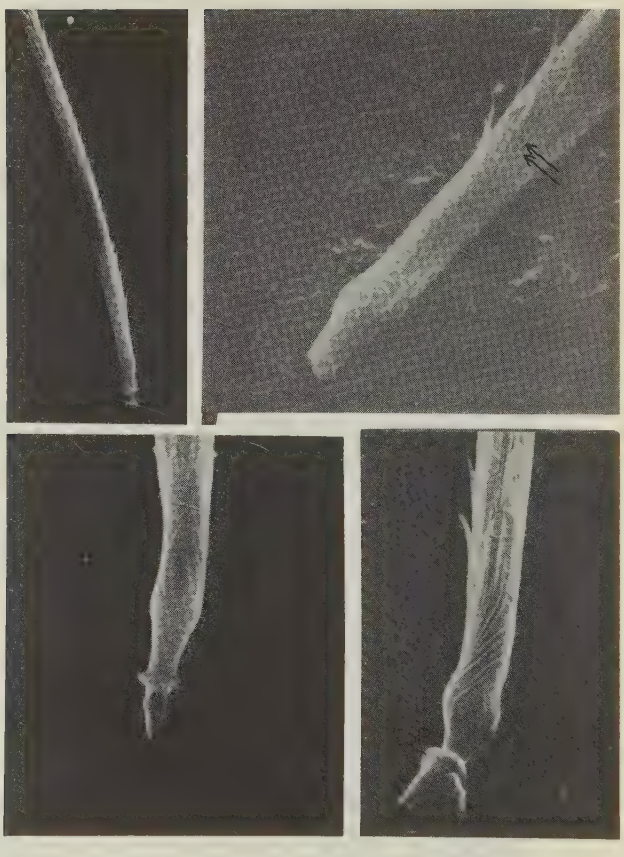

Fl
Bo
Be

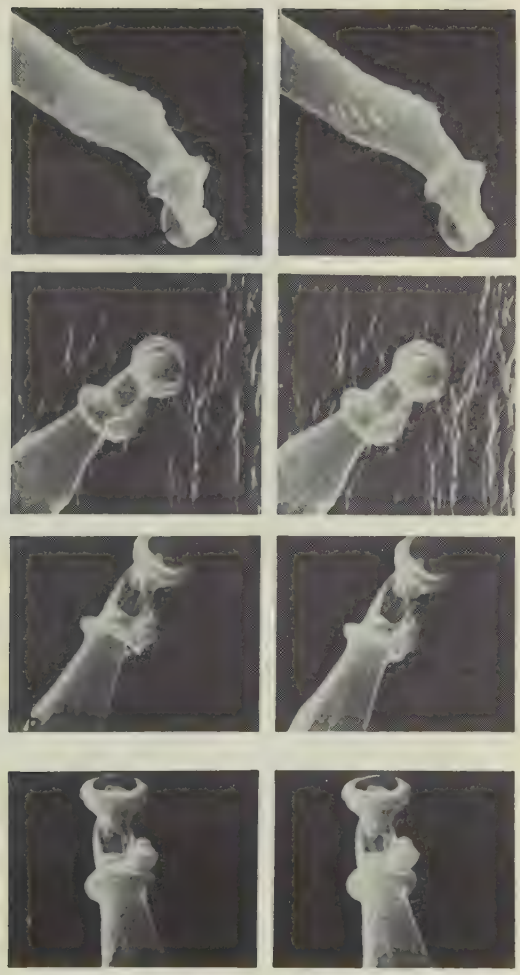
Bo
Be
Mu
2a


Be
Bo
Sp
2a


Bo
Ep
RLR
Be
Sp
RLR


Pc
Ri
Ba
M
Sp
BaP
a
Ba
M
Sp
BaP
b





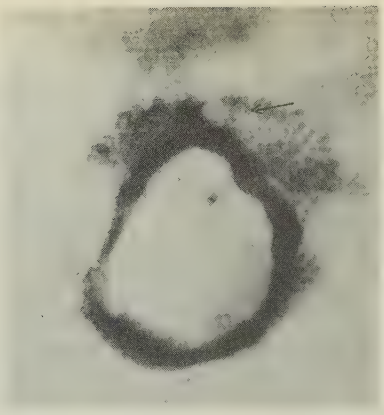


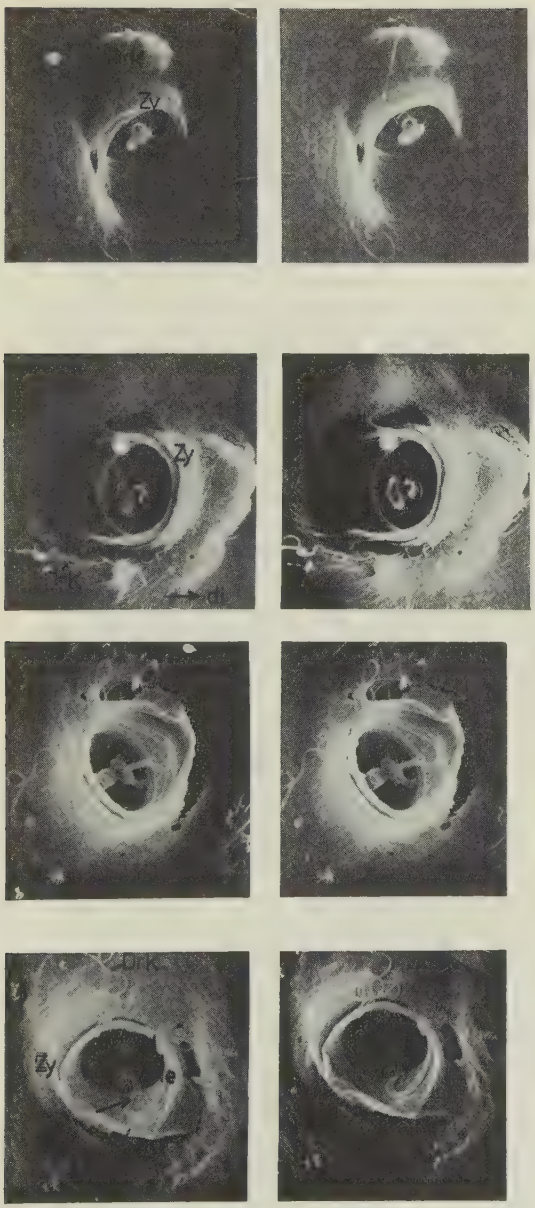
Abb. 16 Verbindungsstück quer, direkt unterhalb der Haarplatte, → mikrotubuliartige Strukturen 46 800x (18 000x)

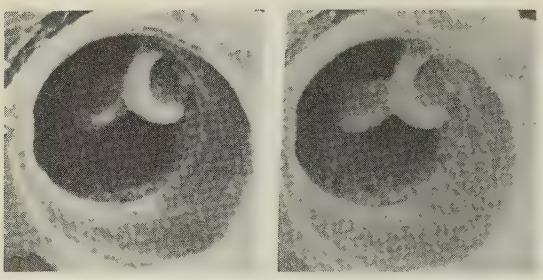
Abb. 17
a,b) REM-Stereoskopische Abbildung eines tarsalen/metatarsalen Trichob. von der Unterseite (Exuvie) 3 500x (5000x)
c,d) Dasselbe eines anderen Trichob. → zeigt auf die mitgehäuteten Dednriten 2 000x (5 000x)

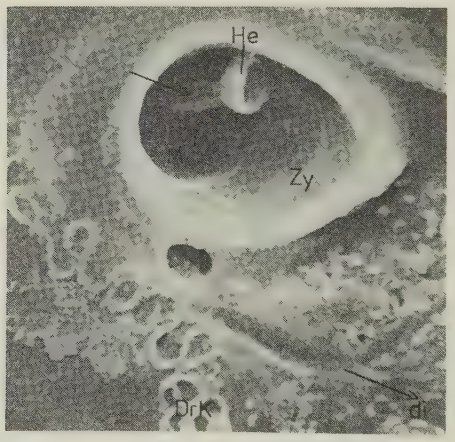
Abb. 18
a) REM-Stereoskopische Abbildung eines vorne-dorsalen Trichob. der Pedipalpen von der Unterseite (Exuvie) 9 500x (10 000x)
b) ein anderes vorne-dorsales Trichob. der Pedipalpen → weist auf die Rinne. 7 000x (5 000x)

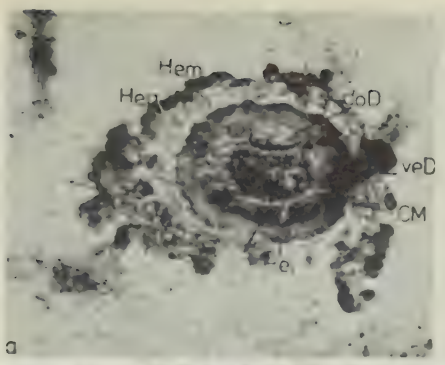
Abb. 19
a) Querschnitt durch den distalen Bezirk des Helmes. → zeigt auf die halbkugelförmigen Strukturen der Helminnenwand (Hei). ↠ deutet auf armförmige Verbindungsstrukturen beim ventralen Dendriten 4o000x (18 000x)
b) Querschnitt durch ein Trichob. im Helmbereich. → : Halbkugelförmige Strukturen der Innenwand, ↠ : "stufen"förmige Verdickung der Helminnenwand 14 400x (6 000x)
c) Querschnitt durch den mittleren Bereich des Helmes. ↠ : Bereich, an dem der hintere Dendrit endet. 40 000x (18 000x)

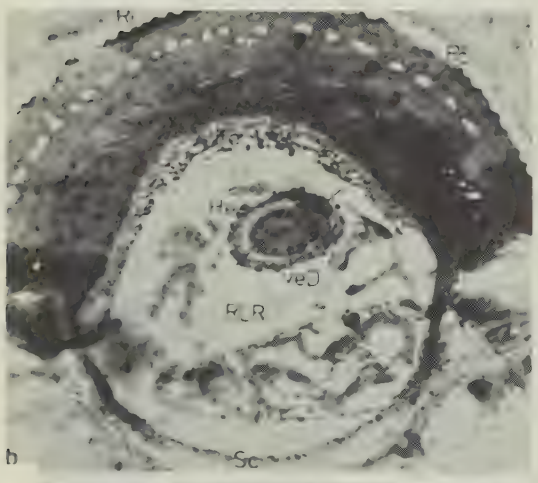
Abb. 20
a) Längsschnitt 13 200x (6 000x)
b) Längsschnitt 13 200x (6 000x)
c,d) Querschnitt durch ein Trichob. einer Exuvie 13 000x (6 000x). die Receptorlymphraum-Auskleidung wird mitgehäutet (→) 13 200x (6 000x)

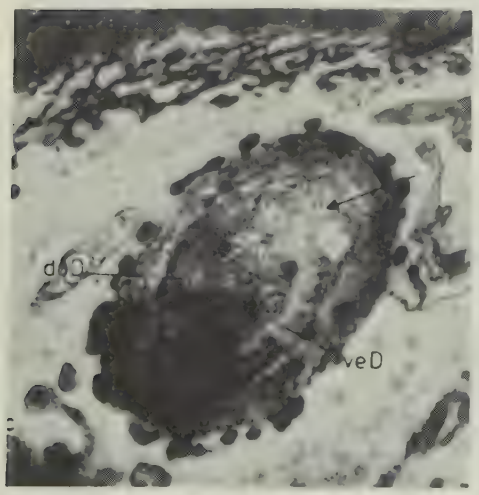

Zy
Zy
Zy

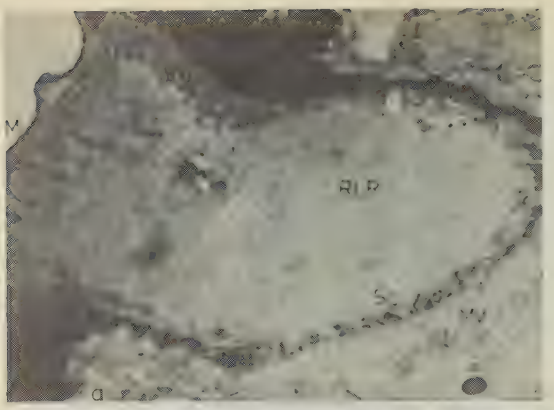



He
Zy
Dr
di

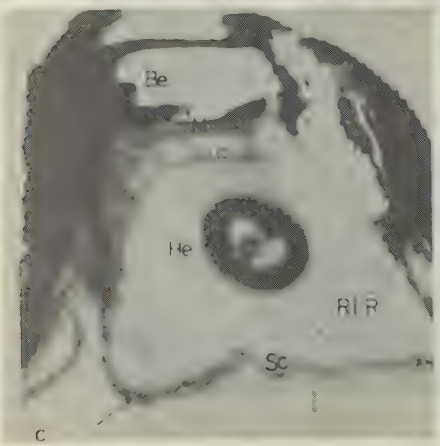

Hem
Hep
doD
veD
CM
a


Sc
b


veD


M
RLR
a

b


Be
He
RLR
Sc
c

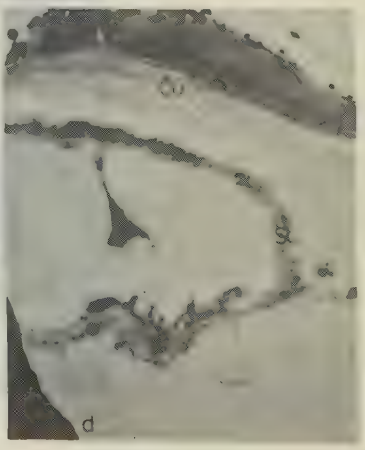

d

Abb. 21 Querschnitt durch die vier dendritischen Fortsätze ca. 5 µm unterhalb des RLR. 15 000x (6 000x)

Abb. 22a) Längsschnitt durch den basalen Abschnitt des RLR
b) und durch den ventralen Dendriten
13 200x (6 000x)

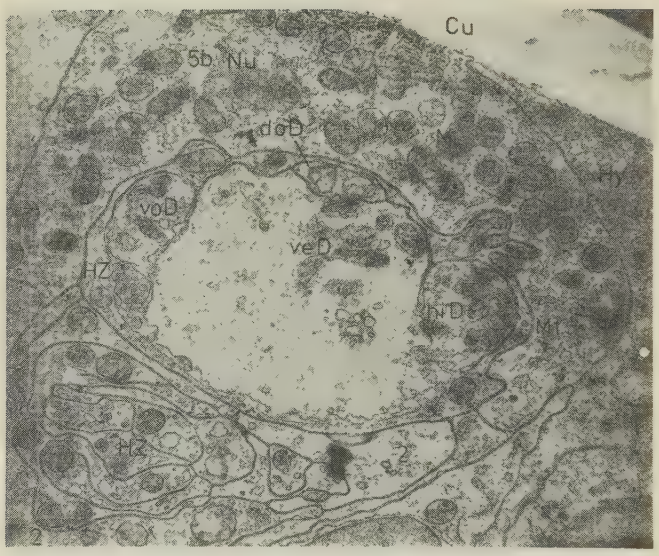
Abb. 23a) Längsschnitt durch den ventralen Dednriten, einschl. distalen Basalkörper. 15 600x (6 000x)
b) Längsschnitt durch einen der vorderen, bzw. hinteren Dendriten, einschl. seinem Basalkörper
15 600x (6 000x)

Abb. 24 Längsschnitt durch den basalen Teil des RLR ↗↙ deutet auf den schmalen Spalt zwischen fH und Sc hin.

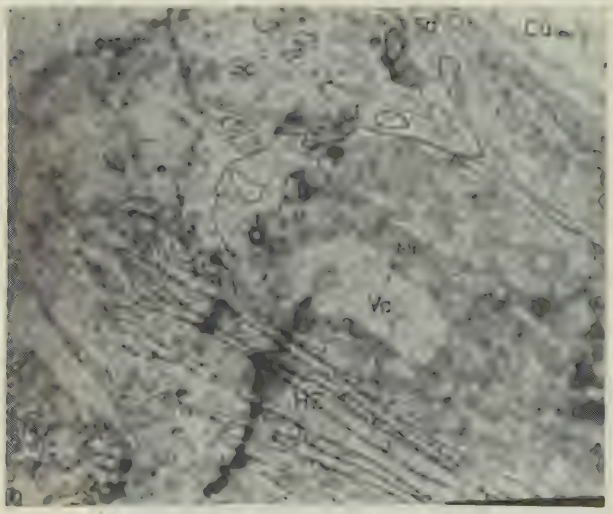
Abb. 25 Längsschnitt durch die proximalen Teile der Dendriten ↗ axonartige Verschmälerung des ventralen, ↗ die des dorsalen Dendriten. 8 400x (6 000x)

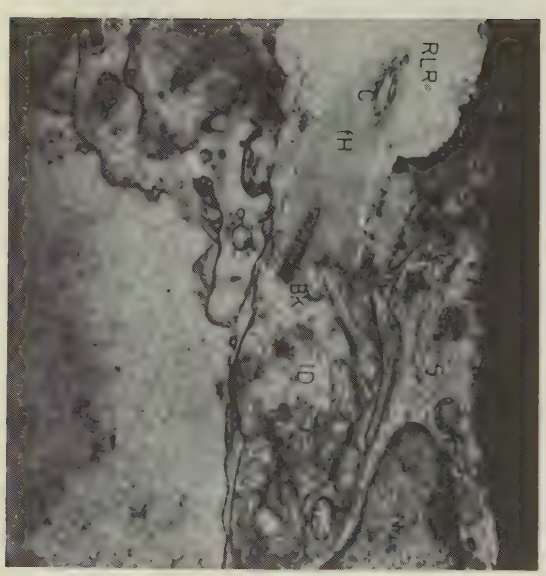
Abb. 26a) Querschnitt durch die Basalkörper-Region der Dendriten ↗ vorderer und hinterer Dendrit mit proximalem Basalkörper, ↗ dorsaler Dendrit mit basaler Platte des distalen Basalkörpers. ↗ der ventrale Dendrit besitzt noch seine Cilienstruktur. ⇗ Verzahnung zwischen Hüllzelle 5b und der Hüllzelle (vgl. 27a)
14 400x (6 000x)
b) Querschnitt durch die basale Region des RLR und des Kanales 14 400x (6 000x)

Abb. 27a) Querschnitt durch die dendritischen Fortsätze dicht oberhalb des distalen Basalkörpers; ventraler Dendrit (veD) 9 (x2) + 0 Cilienform: ⇗⇗ jeder Mikrotubulus besitzt ein Paar Arme, diese sind außerdem mit der Cilienmembran durch je eine Brücke verbunden; dorsaler Dendrit (doD) ↗ sekundäres Fibrillenpaar trennt sich von der Cilienmembran, ebenso im hinteren Dendriten (↗); vorderer Dendrit (voD): ↗ jedes Sekundärfibrillenpaar ist miteinander durch je eine nach außen gebogene Brücke verbunden.
46 800x (18 000x)
b) voD ↗ basale Platte, doD ↗ "transitional fibers" (vgl GIBBONS, 1964) zur Membran
43 200x (18 000x)
a) + b)
Ein Bild vom Aufbau eines Basalkörpers von distal nach proximal läßt sich anhand nachstehender Reihenfolge der Anschnitte der verschiedenen Dendriten gewinnen: 27a) veD, 27a) hiD, 27b) veD, 27a)doD, 27a) voD, 27b) hiD, 27b) voD, 27b) doD


Cu
5b Nu
doD
Hy
voD
veD
HZ
hyD
M1
HZ
2
2

RLR
Cu
Sd
Vc


Sd
Cu
Sc
Vc
Hc


RLR
H
BK
ID
S

RLP
BK
ID

3
Sc
RLR
fH
1
Sc
Sc
2

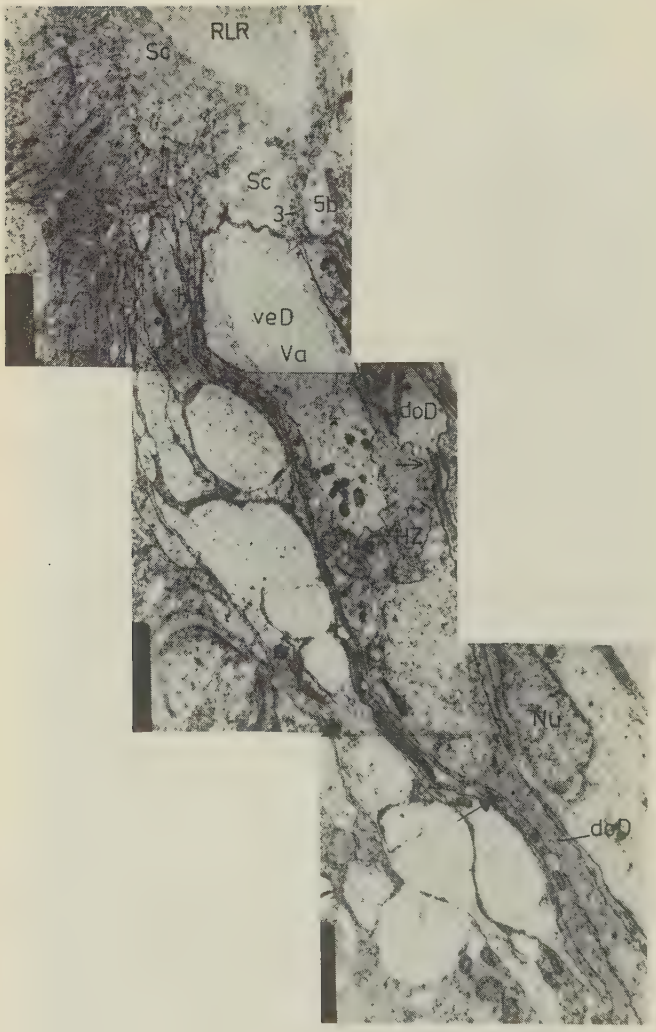
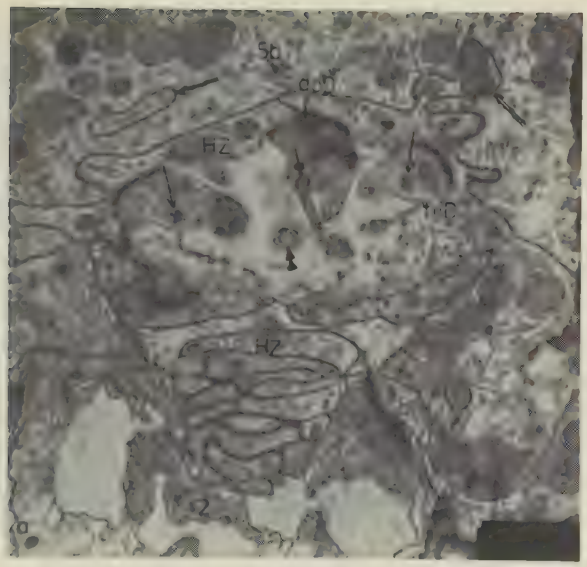
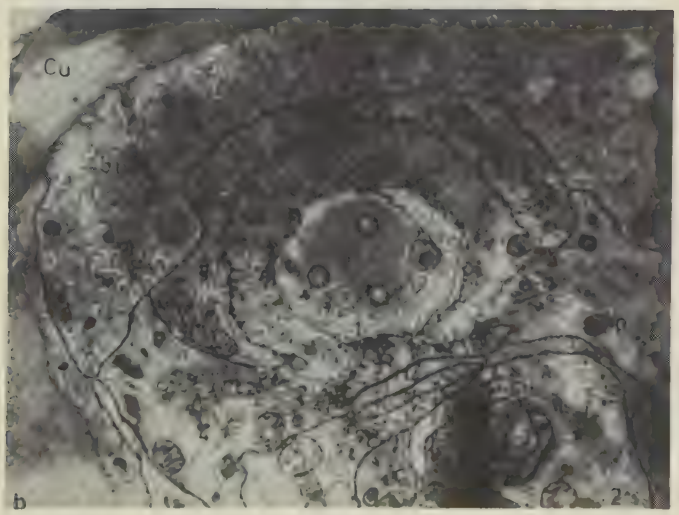
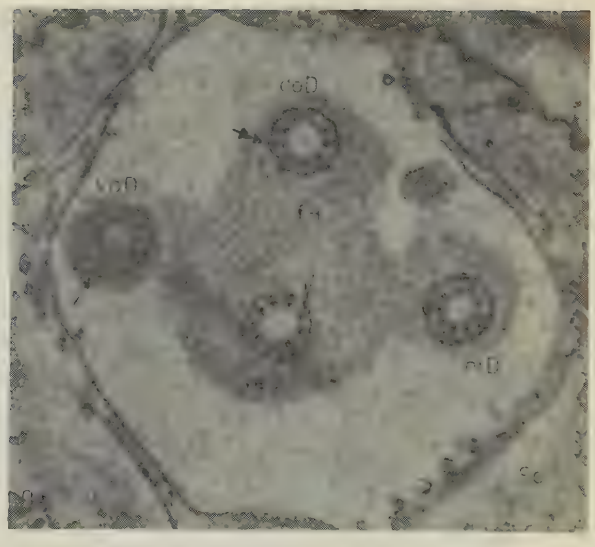


Abb. 25 Längsschnitt durch die proximalen Teile der Dendriten. ↗▼ axonartige Verschmälerung des ventralen, die des dorsalen Dendriten
8400x (6000x)


Sb
HZ
HZ
a


Cu
b



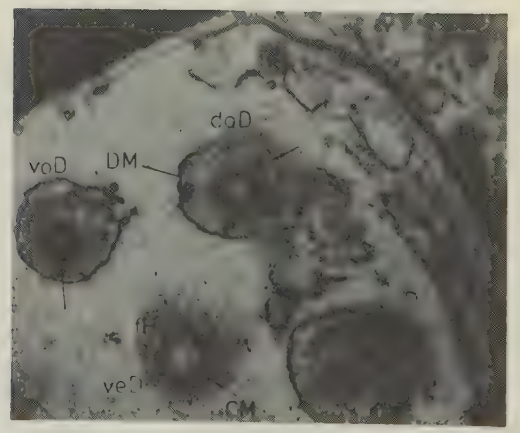

daD
voD
DM
CM

Abb. 28 Querschnitt durch den Kanalbereich des RLR
14 400x (6 000x)

Abb. 29 Längsschnitt durch den ventralen dendritischen Fortsatz von proximal des Basalkörpers ⇉ bis zur Helmspitze. → Tangentialschnitt durch laterale Dendritenmembran, → 1 peripherer Mikrotubulus an der Cilienerweiterung (CE) 14 400x (6 000)

Abb. 30 a) Querschnitt durch die basale Region des RLR, die
b) vier Dendriten zeigen das gleiche Aussehen.
14 400x (6 000x)

Abb. 31 a) Querschnitt durch den mittleren Bereich des RLR. veD Erweiterung. ⇉ Fibrillen gehen von den MV aus, → cuticulärer Anteil des "Sc".

b) Querschnitt, etwas mehr proximal. → ER Stränge und Bläschen in den MV. 14 400x (6 000x)

Abb. 32 Querschnitt, kurz nach der Häutung. → RLR noch nicht ausgebildet, Dendriten noch ohne fibrilläre Scheide. 36 000x (6 000x)

Abb. 33 a) Querschnitt durch Dendriten dicht unterhalb des Helmes. →← Anastomosen zwischen hiD und Zellausläufer (ZA) ⇉ 9 (x2)+0-Struktur innerhalb des erweiterten hiD. ⇉ armförmige Brücken, mit denen periphere Mikrotubuli des veD mit der Membran verbunden sind. 73 800x (18 000x)

b) Querschnitt etwas proximaler als in Abb. 33a).
39 600x (18 000x)

Abb. 34 Längsschnitt durch den doD und veD. → peripherer Tubulus im CE des veD.
43 200x (18 000x)

Abb. 35 a) Medianer Längsschnitt durch den Helm. → halbkugelige Strukturen der Helminnenwand (Hei). ⇉ granuläre Strukturen zwischen Helm und Verbindungsstück (V), → mikrotubuliartige Gebilde am Verbindungsstück (vgl. Abb. 18) 39 600x (18 000x)

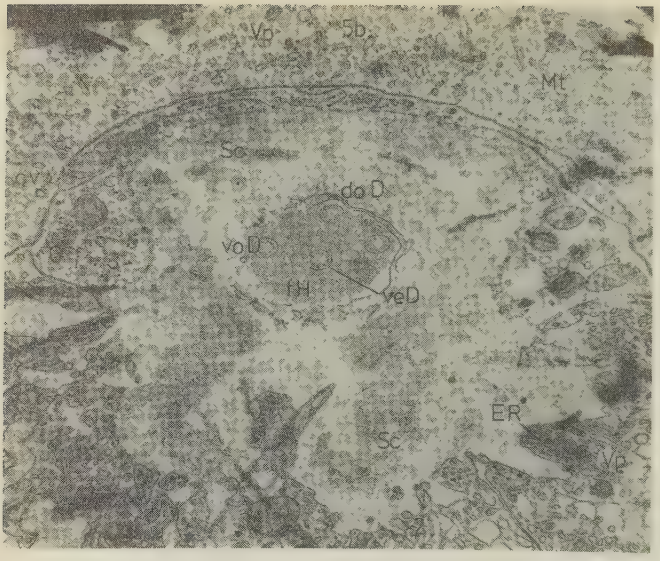
b) Längsschnitt durch den Helm (vgl. Abb. 29)
43 200x (18 000x)

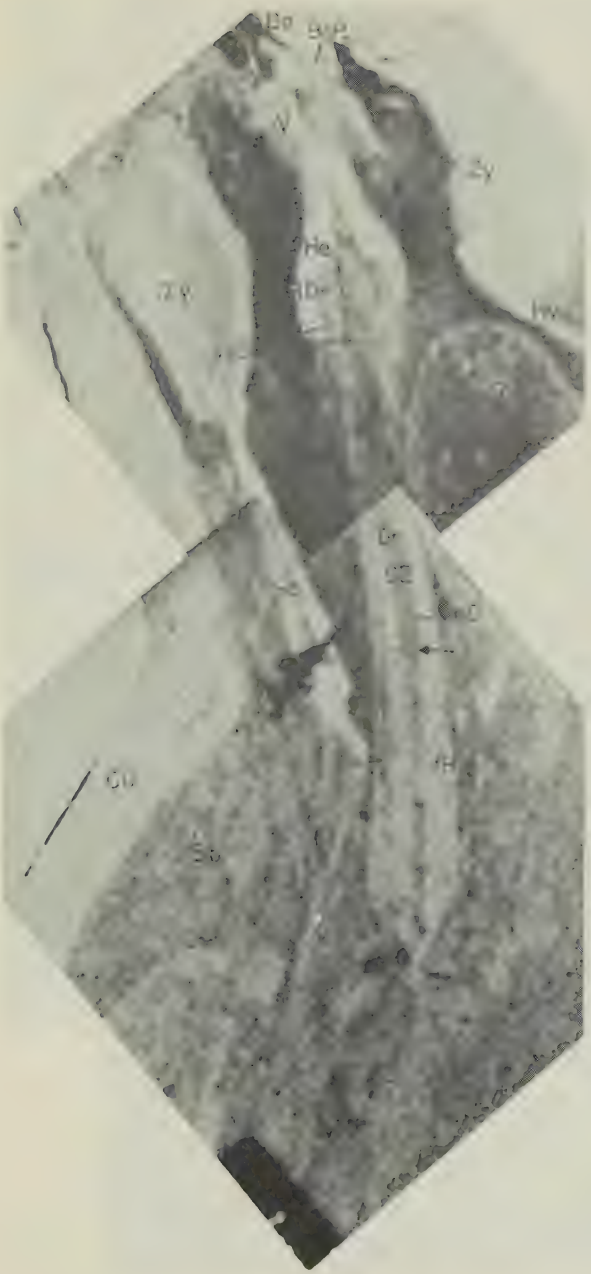
Abb. 36 a,b) Längsschnitte durch den Helm eines metatarsalen Trichob. 46 000x (18 000x)

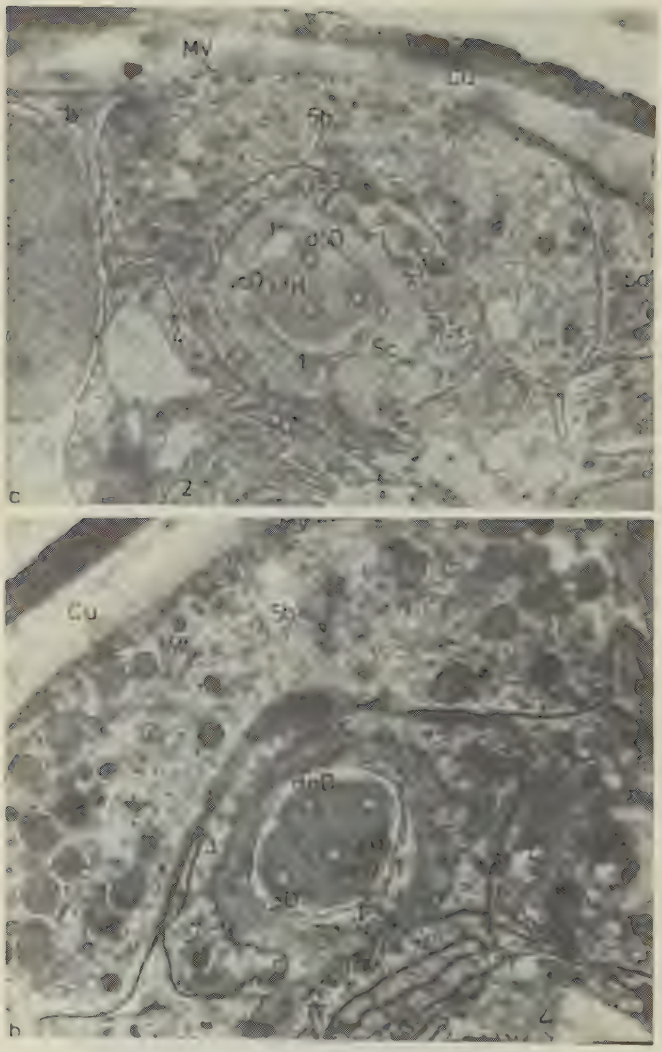
a) → halbkugelförmige Strukturen der Innenwand
⇉ wulstartiger Ring an der Helmmündung
→ hemidesmosomenartige Verbindung der CM mit Helminnenwand; -1 Spalt, -2 Fibrillen, die ins Innere des Dendriten ziehen; → lateraler Dendrit ohne Tb. → Dendriten M von veD, und lD.

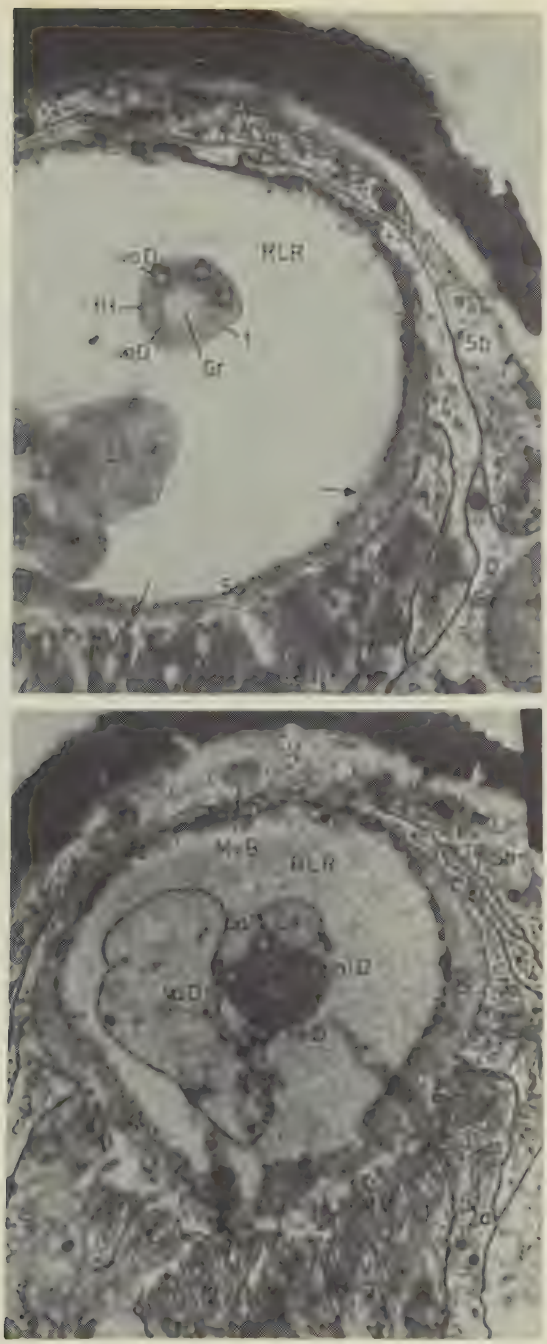
b) Längsschnitt, paramedian von a).

Abb. 37 Querschnitt durch den Helm eines tarsalen Trichob..
→ Verbindung zwischen Mikrotubuli innerhalb eines Dendriten, ⇉ armförmige Verbindung der peripheren Mikrotubuli mit der Cilienmembran, → Mikrotubulus eines lateralen Dendriten, der keine Verbindung zur CM besitzt. doD zeigt 9(x2)+0-Struktur, die in einem Fibrillennetz liegt.
50 000x (18 000x)

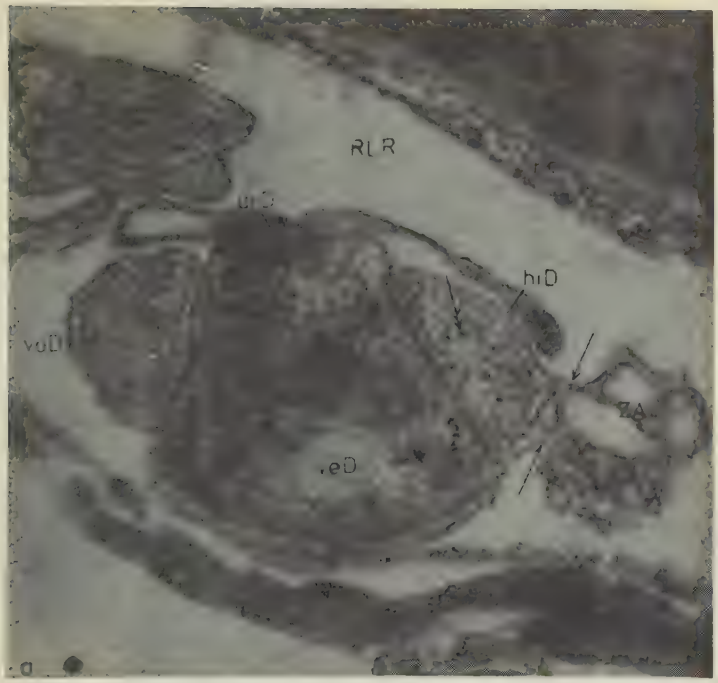

Vp
Sb
Mt
Sc
doD
voD
IH
veD
ER
Sc
Vp

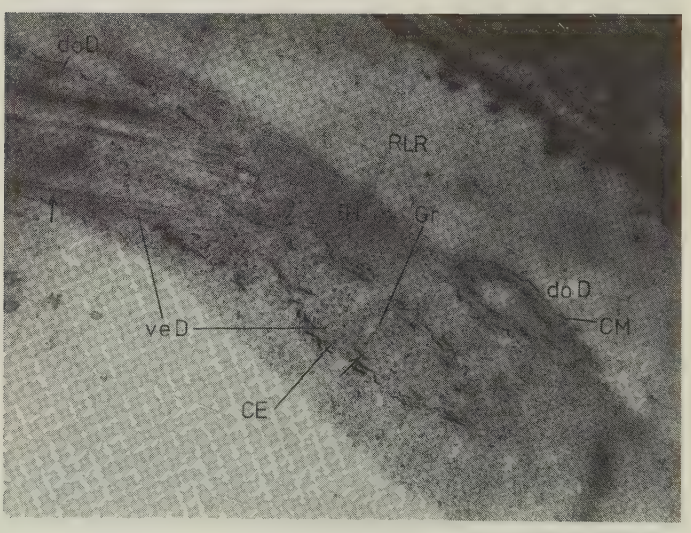


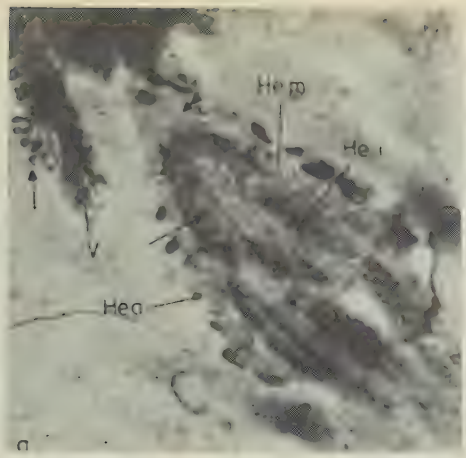

MV
Cu
Sb
Sc
1
2
c
Cu
Sb
MB
Sc
1
2
b

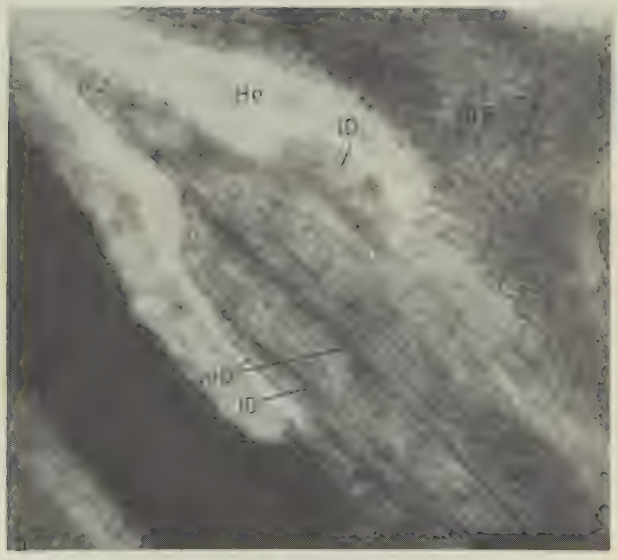

MLR
Gr
M+B
MLR

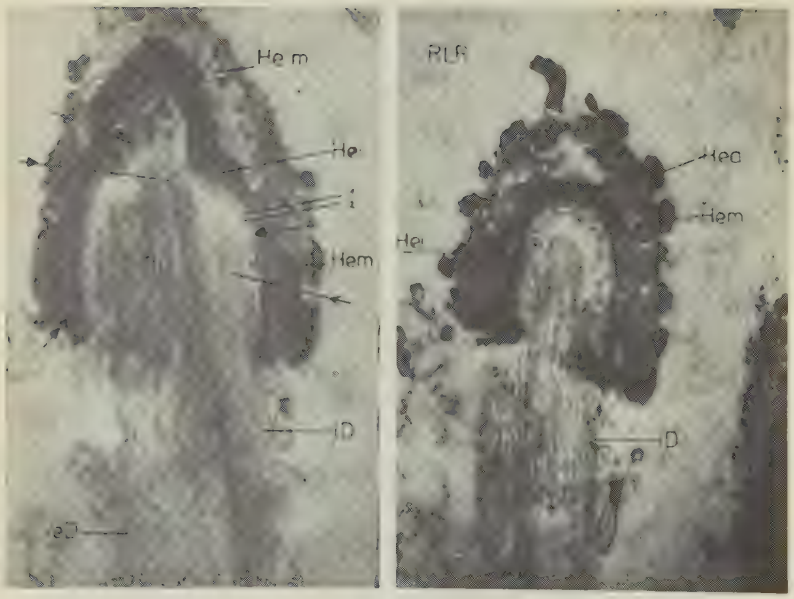
Gr
nlD
ve D




doD
RLR
Gr
doD
CM
veD
CE


Hem
He i
V
Heα


He
ID
ID
ID


He m
He
Hem
RLR
Hea
Hem

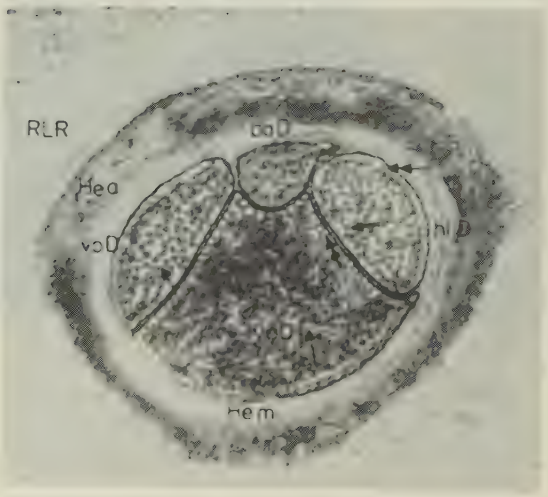

RLR
Hea
Hem

Abb. 38 a) Querschnitte durch die Helme zweier metatarsaler Trichob. 39 600x (18 000x)
b) → der Tubularkörper (Tb) reicht nicht bis an die CM, ▼ die Wand der Mikrotubuli besitzt eine grössere Elektronendichte als die Matrix. 90 200x (41 000x)

Abb. 39 Querschnitt durch den distalen Teil des Helmes, in dem nur noch der doD und veD angeschnitten sind. 15 600x (6 000x)

Abb. 40 Querschnitt durch den Basalkörperbereich der Dendriten. → Extrazellulärer Raum, der von der Hüllzelle 1 gebildet wird, ▼ extrazellulärer Raum, der sich proximal vom RLR durch Einbuchtungen der Hüllzellen 2 und 2a ins Beininnere hin ausbildet. 14 400x (6 000x)

Abb. 41 Querschnitt (Ausschnitt). Hüllzellen 3, 4, 5a und 5b. 5b mit Mikrotubulibündeln, die armförmige Verbindungen besitzen (→), diese sind sowohl im Querschnitt als auch im Längsschnitt zu erkennen. ⇉ hemidesmosomenartige Strukturen der Hüllzelle 3 an Sc. 43 200x (18 000x)

Abb. 43 Querschnitt im Basalkörperbereich der Dendriten 22 200x (6 000x)

Abb. 42 a) Querschnitt. zeigt die Abscheidung der RLR-Auskleidung (Sc). 9 600x (6 000x)
b) Querschnitt. ZA geht von der Hüllzelle 2 aus. 14 000x (6 000x)

Abb. 44 Längsschnitt. →→ Anschnitte des in Windungen verlaufenden Drüsenkanals 4 320x (1 600x)

Abb. 46 a) Mündung des Drüsenkanals (→) im distalen Teil des Bechers eines Trichob. 45 000x (18 000x)
b) Drüsenkanal quer mit Drüsensekret (→) 77 400x (18 000x)

Abb. 45 a) Drüsenzelle 43 200x (18 000x)
b) " 164 000x (41 000x)

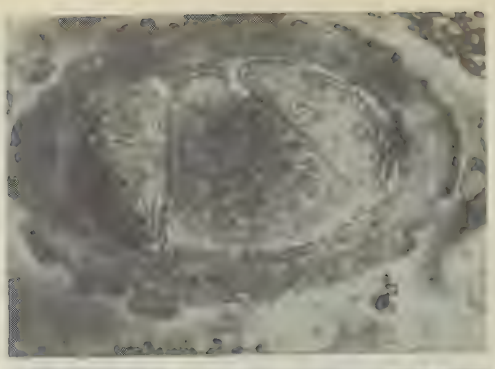
Abb. 47 Längsschnitt, septierte Desmosomen. . Diese können auch einzeln ausgebildet sein (▼ ▼) 98 400x (41 000x)

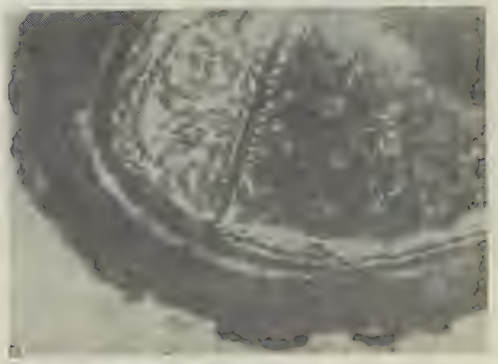
Abb. 48 Querschnitt durch ein Trichob. der vorderen Reihe auf der Tibia eines Laufbeines. 3 840x (1 600x)

Abb. 49 Schrägschnitt durch Helmbereich 14 400x (6 000x)

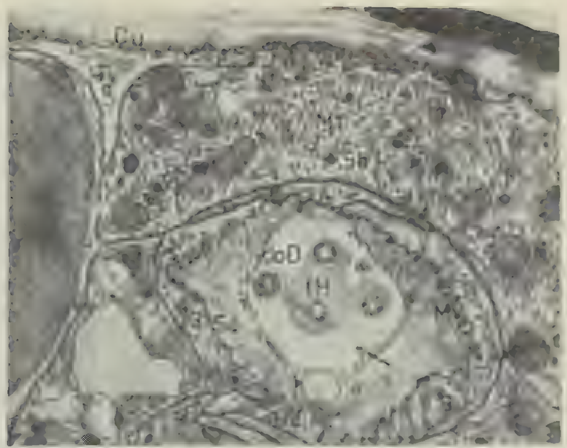
Abb. 50 Querschnitt durch ein anderes Trichob. der vorderen Reihe der Tibia. Tb der lateralen Dendriten reicht nicht bis an CM heran (▼) 13 000x (6 000x)

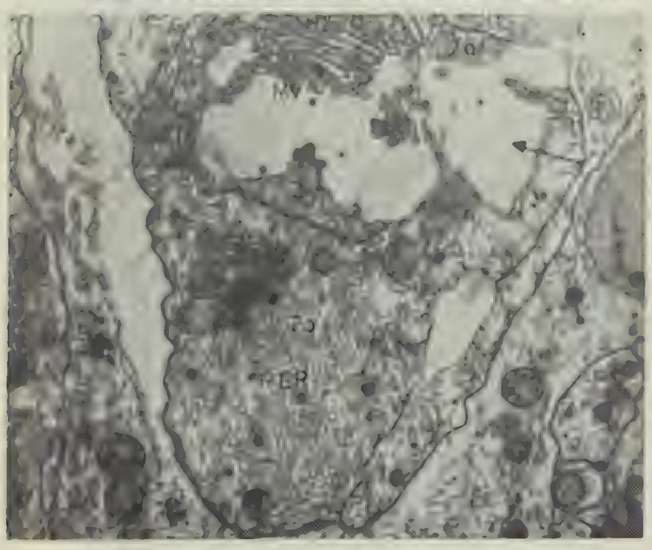
Abb. 51 Querschnitt durch ein Trichob. der vorne-dorsalen Reihe der Laufbeintibia 14 400x (6 000x)





RLR
WD


Cu
CoD
IH

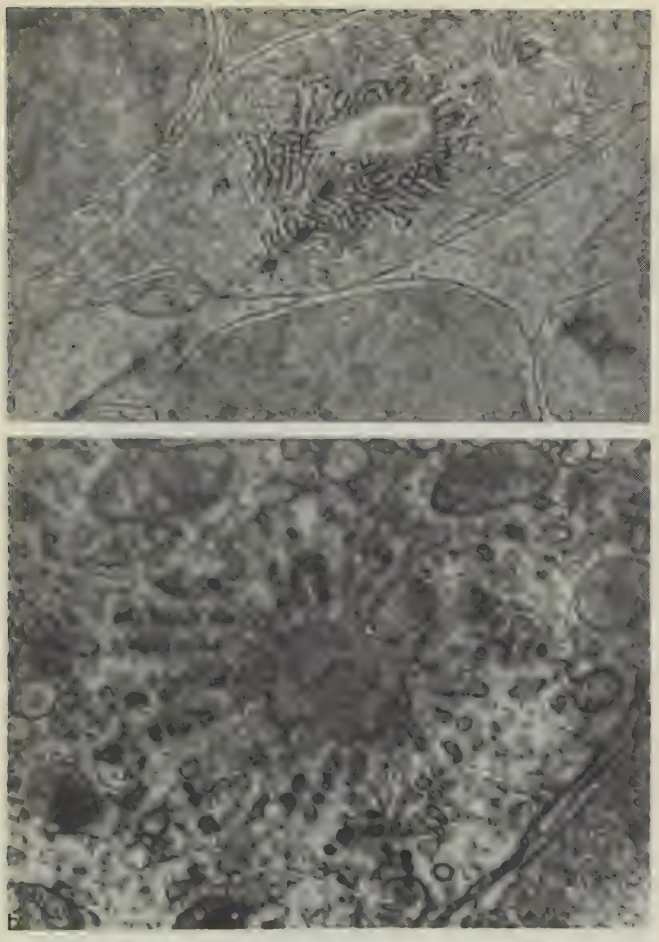

RER

EP

RLR

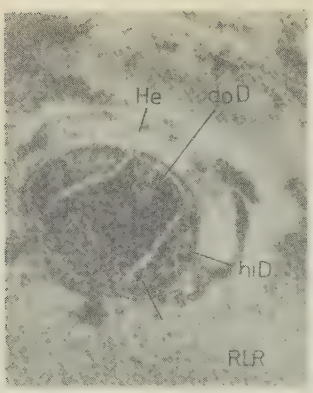
RLR
TA
TH

M.R.
Ba
Mu



Eu
m
Ewi

RLR
dpO
VIZ



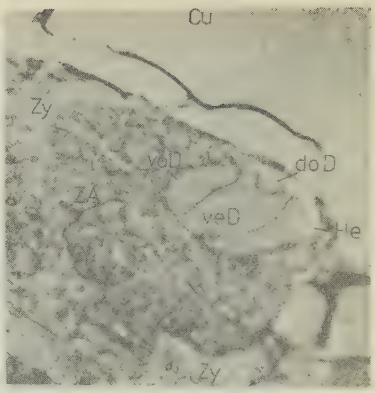


Abb. 52 Ausschnitt. 45 500x (18 000x)

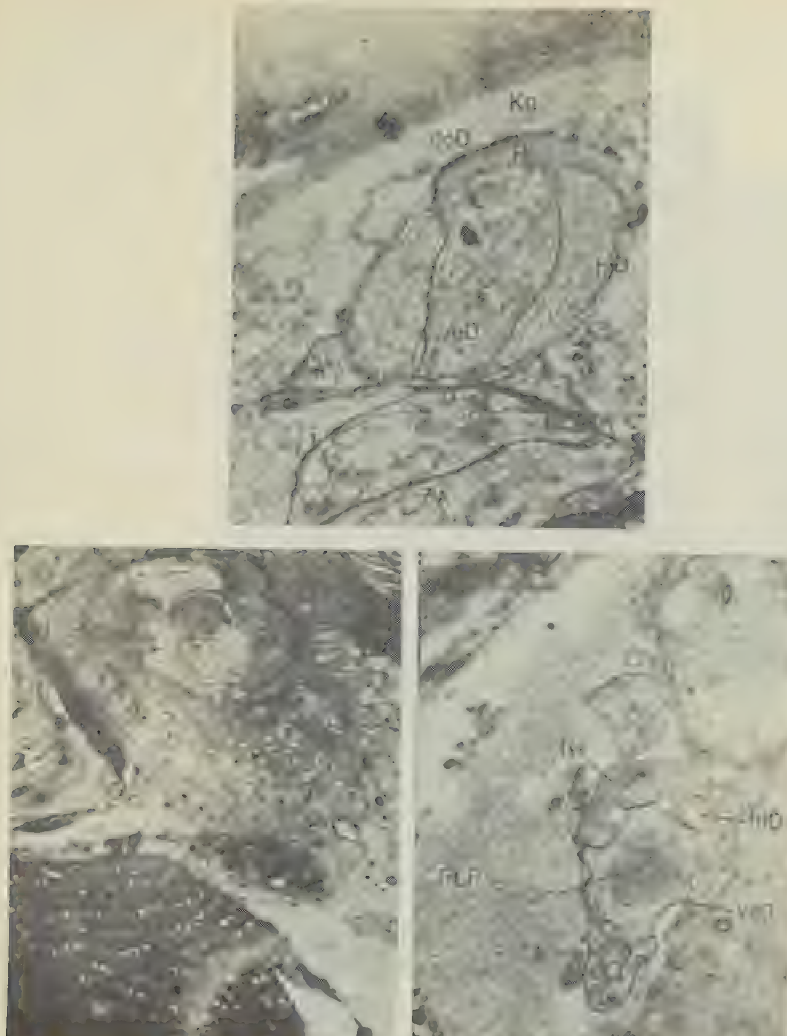
Abb. 53 a) Querschnitt durch ein Trichob. der vorderen Reihe der Pedipalpen 14 400x (6 000x)

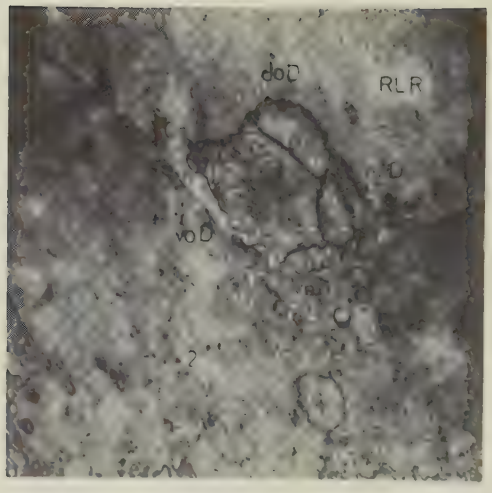
b) Querschnitt durch die Dendriten dort, wo die fH aufhört; ob Zy wirklich ein Zellausläufer darstellt, der mit dem Dendriten anastomosiert ist (ähnlich wie dieses auf der Abb. 33 a,b) dargestellt ist, ist nicht sicher.
Unsicher ist auch die Bezeichnung der Dendriten. Auf dieser Abbilung ist demnach der veD derjenige mit dem größten Querschnitt; auf den Abb. 54 a,b,c, besitzt der voD den größten Durchmesser.
43 200x (18 000x)

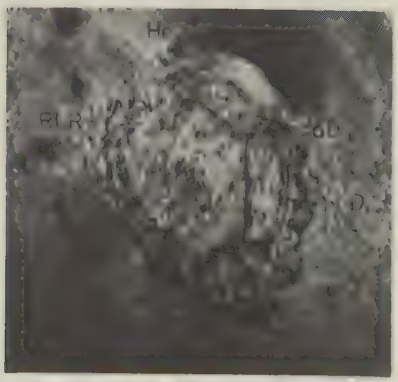
Abb. 54
a,b,c) Querschnitte, zeigen die Anordnung der receptorischen Fortsätze bei einem Trichobothrium der vorderen Reihe der Pedipalpen. der voD besitzt den größten Durchmesser.

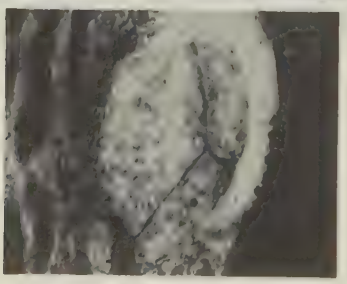
Abb. 55 In ihrem übrigen Bau ähneln sich die Trichob. sehr. (vgl. mit Abb. 26 a)) 13 200x (6 000x)

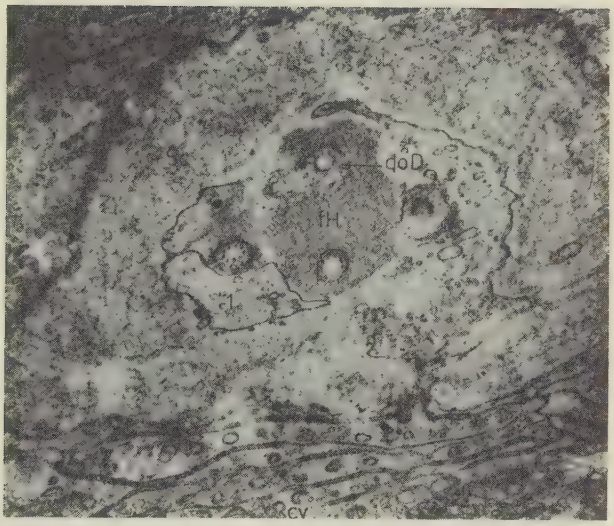
Abb. 56 Querschnitt durch eines der Trichob. der hinteren Seite der Pedipalpen.
a,b) Unterhalb des Helmes, Tubularkörper sind nicht zu erkennen.


Kn


doD
RLR
voD
?


RLR
doD




qoD
TH
cv

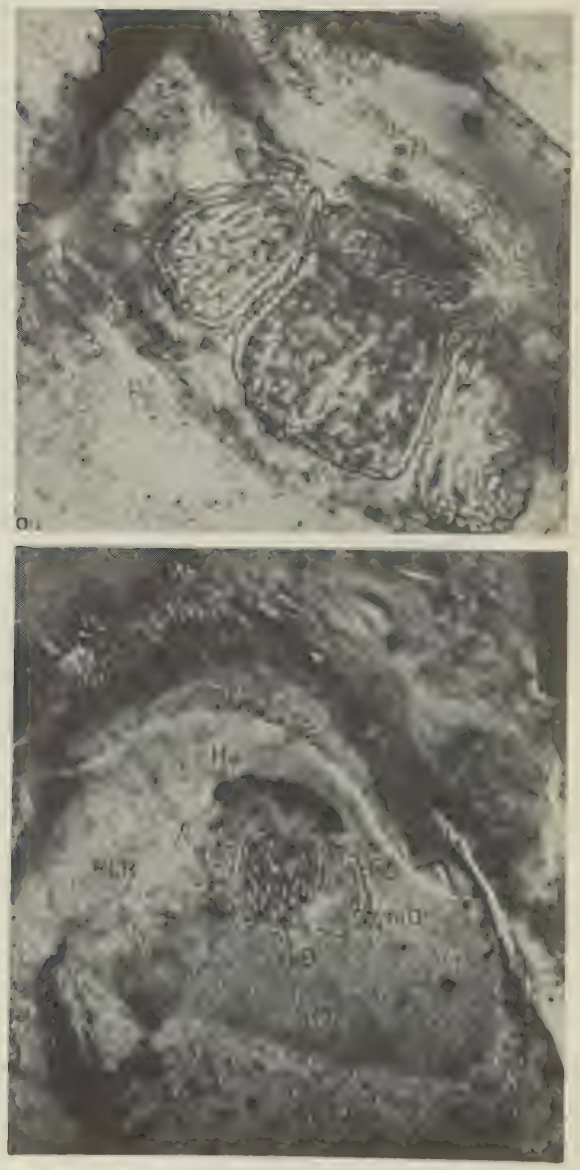
vp
vD
nD
2A
b

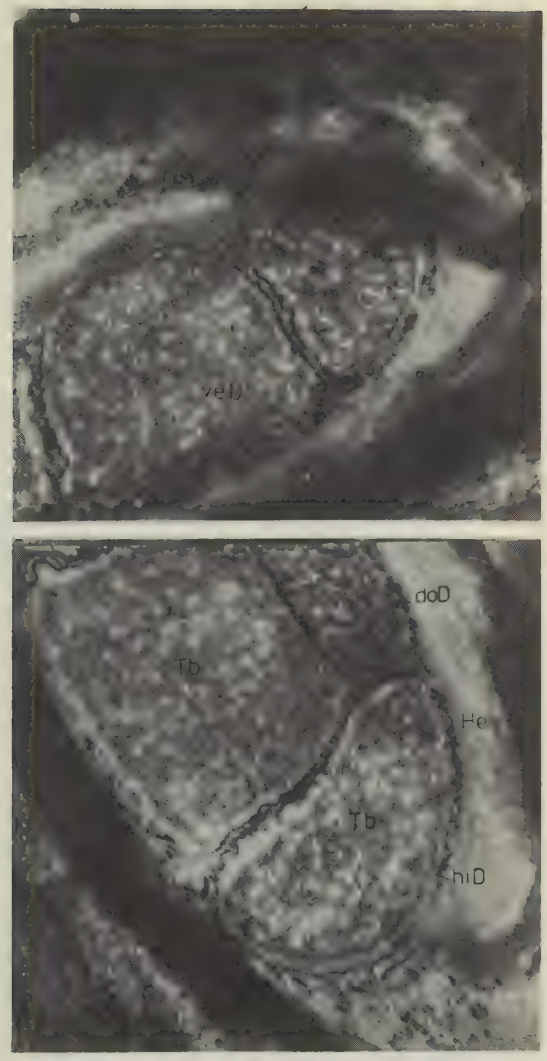
Abb. 57 Querschnitt durch ein anderes mehr basal gelegenes Trichob. der hinteren Seite.
a) unterhalb des Helmes
b) am Unterrand des Helmes.

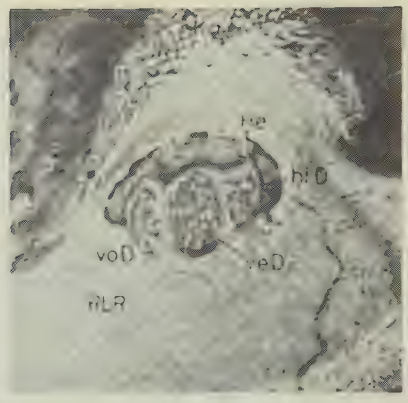
Abb. 58 a) Querschnitt durch distalen Bereiche des Helmes,
b) Querschnitt durch proximalen Bereich des Helmes, der doD zeigt ein tubularkörper-ähnliches Aussehen (vgl. Abb. 37, voD, hiD)
a,b) 90 000x (41 000x)

Abb. 59 Querschnitt durch distalen Bereich des Helmes, der dorsale Dendrit endet proximaler als die anderen drei. → halbkugelförmige Strukturen der Helm-Innenwand.

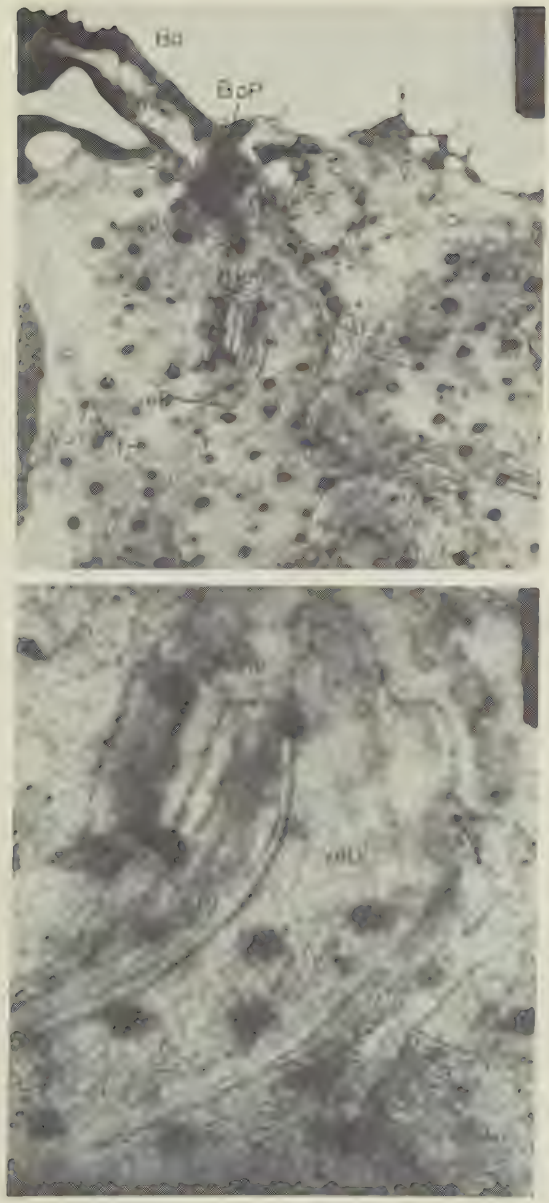
Abb. 60 a) Längsschnitt, das Haar ist in extremer Weise abgelenkt. 14 400x (6 000x)
b) → wulstartige Leiste am Unterrand des Helmes greift in die Dendritenmembran hinein
43 200x (18 000x)

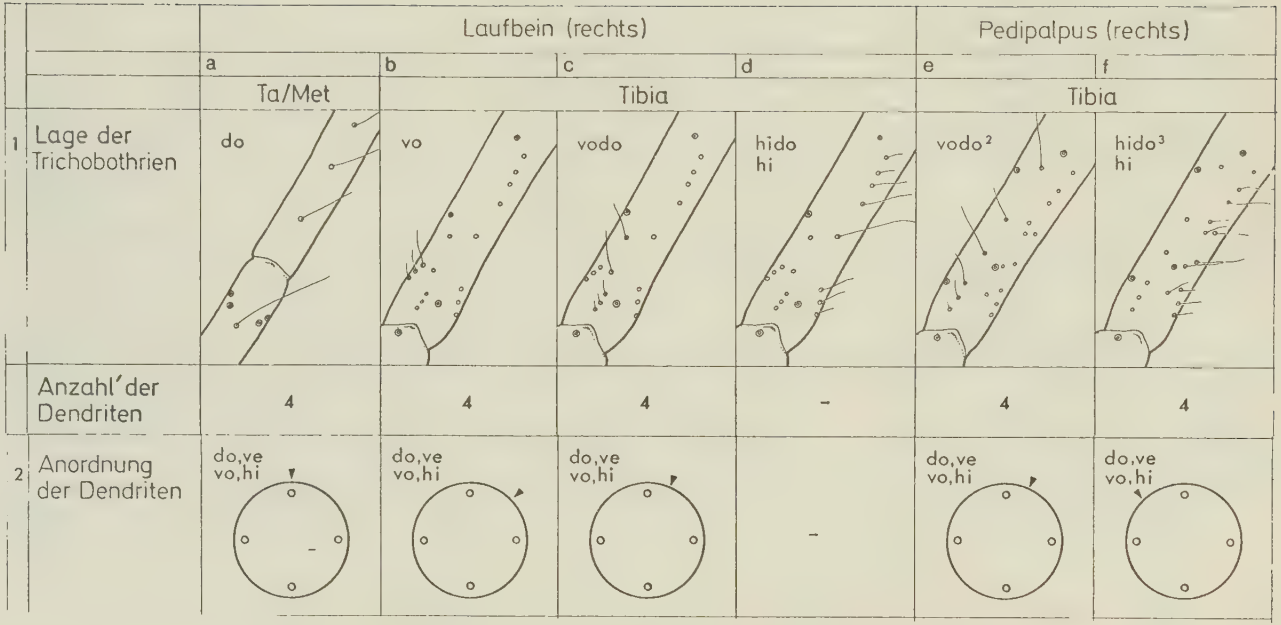


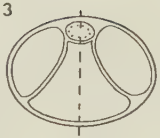
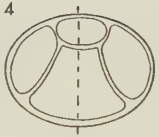
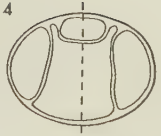
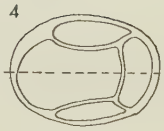
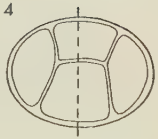

Tb
doD
He
Tb
hiD


He
hiD
voD
veD
RLR

He
voD
veD
RLR


Ba
BoP


Laufbein (rechts)
Pedipalpus (rechts)
a
b
c
d
e
f
Ta/Met
Tibia
Tibia
1
Lage der Trichobothrien
do
vo
vodo
hido
hi
vodo²
hido³
hi
Anzahl der Dendriten
4
4
4
–
4
4
2
Anordnung der Dendriten
do,ve
vo,hi
–

3	Anzahl der erweiterten Dendriten im Bereich des Helmes u. Lage der Symmetrieachsen	3 	4 	4 	–	4 	4 
	Tubularkörper im Bereich des Helmes	1 (ve)	mindestens 3 (ve, vo, hi)	4	–	mindestens 3 (do, vo, hi)	4
	elektrophysiol. ermittelte Anzahl der Sinneszellen	–	–	–	–	3	2
4	Richtcharakteristik	–	–	–	–	pr (do), di (ve),[4] hi 6	vo, hi[5] 6

Abkürzungen

Be	Becher
Bk	Basalkörper
BM	Basalmembran
Bo	Haarschaft
BoP	plattenartige Verbreiterung des Haares unter der Membran
C	Cilie
CE	Cilienerweiterung
CM	Cilienmembran
Cu	Cuticula
cv	Coated vesicles
D	Dendrit (Sinneszellfortsatz)
DM	Dendritenmembran
di	zur Beinspitze hin
do	dorsal
doD	dorsaler Dendrit
Dr	Drüsenzelle
DrK	Drüsenkanal (cuticular)
DrKZ	Drüsenkanalzelle
En	Endocuticula
Epi	Epicuticula
ER	agranuläres ER
Exo	Exocuticula
F	Fibrillen
fH	fibrilläre Scheide (Hülle)
G	Golgiapparat
Gr	elektronendichte Granula im veD

1	
2	
2a	
3	Hüllzellen
4	
5a	
5b	
He	Helm
He a	Außen-
He i	Innen- wand des Helmes
He m	Mittel
hi	hinten
hiD	hinterer Dendrit
hido	hintendorsal
Hy	Epidermiszellen
HZ	Hüllzelle, von der nicht bekannt ist, wie sie zugeordnet werden soll
HZ 1-5	Hüllzelle, von der angenommen wird, daß sie mit 1-5 identisch ist
Ka	schwammartige Auskleidung des Zylinders
L	Lamellen der Becherinnenwand
lD	einer der vorderen bzw. hinteren Dendriten
M	Membran (Gelenkmembran)
Mes	Mesocuticula
Mi	Mitochondrium
Mt	Mikrotubuli
Mu	Mulde
Musk	Muskel
MV	Mikrovilli
MvB	multivesiculärer Körper
Nu	Kern
Pc	Porenkanal
Ped	Pedipalpen
pr	proximal (zum Körper hin)
R	freie Ribosomen

RER	granuläres ER
Ri	von der Epicuticula gebildete Rippen
RLR	Receptorlymphraum
Sc	Fibrilläre Auskleidung des Receptorlymphraumes
Sp	"Spalt"
Tb	Tubularkörper
Tr	Trichobothrium
V	Verbindungsstück
Va	Vakuole
ve	ventral
veD	ventraler Dendrit
vo	vorne
voD	vorderer Dendrit
vodo	vorne-dorsal
Vp	Vesikel mit Aufbausubstanz für Cuticula
X	rechter Pedipalpus
Y	linker Pedipalpus
ZA	Zellausläufer
Zy	Zylinder
1-4	rechte Beine 1-4
I-IV	linke Beine 1-4

Vergrößerungen:

Gesamt: Ohne Klammer

EM-Vergrößerung allein: mit Klammer

(Beispiel: 15 000x (20 000x)

Lebenslauf

Am 11. 8. 1941 wurde ich, Uwe H. Christian, als Sohn des Kaufmanns Kurt Christian und dessen Ehefrau Grete in Rostock geboren.

In den Jahren 1948 - 1954 besuchte ich die Grundschule in Rostock, Schwäbisch - Hall und Berlin - Charlottenburg. Ab 1955 besuchte ich die Erich Höppner - Schule (Gymnasium Altsprachlicher Zweig) in Berlin - Charlottenburg, die ich nach Abschluß des 10. Schuljahres 1959 verließ, um eine Gärtner- und Landschaftsbaulehre zu beginnen. In den Jahren 1960 - 1962 bereitete ich mich auf einer privaten Abendschule auf das Abitur vor, und legte 1962 die externe Reifeprüfung vor dem Senator für Volksbildung in Berlin ab. Im Sommersemester 1963 nahm ich in Berlin an der Freien Universität ein Biologiestudium mit den Fächern Botanik und Zoologie auf. Im Wintersemester 1968 begann ich unter Anleitung von Herrn Prof. Dr. G. Kümmel im Institut für Allgemeine Zoologie und Experimentelle Morphologie an meiner Dissertation über die Feinstruktur von Trichobothrien bei der Spinne Tegenaria zu arbeiten.

Von meinen akademischen Lehrern möchte ich die Herren Professoren Brandenburg, Eckardt, Görner, Günther, Lüers, Peus, Pölt, Ulrich, Urich, Wachmann und besonders meinem Doktorvater Prof. Dr. G. Kümmel nennen.